ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 73

11

НОЯБРЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 73 (1988) № 11

*Журнал основан в 1916 г.*

*Издается 12 раз в год*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), B. N. Norin (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), T. I. Kapralova (*Secretary*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *В. В. Крайнева*

Сдано в набор 10.08.88. Подписано к печати 4.11.88. М-38373. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага книжно-журнальная. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 11.86.
Усл. кр.-отт. 12.25. Уч.-изд. л. 13.51. Тираж 2156. Тип. зак. 696

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука». Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 539.22 : 581.454

Ю. В. Гамалей

# ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИЙ МЕЛКИХ ЖИЛОК ЛИСТА

# YU. V. GAMALEI. THE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL EVOLUTION OF LEAF MINOR VEINS

**Методами световой и электронной микроскопии изучена структура мелких жилок листа у 750 видов 140 семейств цветковых растений. Показано, что сеть мелких жилок листа — специализированный отдел проводящей системы растения, имеющий особые структуры и функции. Границы этого отдела определяются наличием в пучках клеток, специализирующихся на сборе фотоассимилятов. Выделено 2 основных типа мелких жилок: открытый и закрытый. Они различаются наличием или отсутствием плазмодесменных связей между клетками мезофилла и пучка, механизмами транспорта сахаров во флоэму и их транспортными формами. Деление сосудистых растений по этому признаку более или менее совпадает с их делением по габитусу на деревья и травы. Большинство древесных тропических видов имеет плазмодесменные поля на границе пучков с мезофиллом, симпластический транспорт в качестве основного механизма загрузки флоэмы и сложный состав флоэмного эксудата с доминированием олигосахаридов рафинозного ряда. У большинства сезонных трав умеренного пояса мезофилл не имеет плазмодесменных связей с пучком, флоэма загружается из апопласта котранспортом сахарозы с протоном, практически единственным углеводным компонентом эксудата является сахароза. Предполагается, что эволюция структуры мелких жилок, механизма их загрузки фотоассимилятами и состава сахаров эксудата сопряжена с эволюцией жизненных форм. Открытый тип пучков и симпластический механизм загрузки ассимилятов оцениваются как более древние, закрытый тип и загрузка сахаров из апопласта возникли вместе с преобразованием древесных форм в травянистые под влиянием стрессовой экологии на разных уровнях развития конкретных фил цветковых растений.**

Сеть мелких жилок листа — специализированный отдел проводящей системы, тесно связанный с фотосинтетической тканью и выполняющий функции транспирации, сбора фотоассимилятов и загрузки их во флоэму, генерации гидроосмотического давления для массового передвижения растворов по флоэме. Ксилемная и флоэмная части мелких жилок отличаются специфической структурой и функционированием относительно аналогичных тканей крупных жилок листа и проводящих пучков других органов. Наличие только в мелких жилках клеток, специализирующихся на сборе ассимилятов — «промежуточных клеток» (Fischer, 1884), — позволяет довольно точно определить границы этого отдела: у большинства двудольных к мелким по этому признаку жилкам относятся жилки 4-го и всех последующих порядков ветвления (Esau, 1967; Evert, 1984). Относительную величину этого отдела и его место в проводящей системе можно охарактеризовать общей протяженностью мелких жилок: она составляет 95 % от общей длины пучков листа. В листе *Beta vulgaris* протяженность мелких жилок — 70 м на 1 дм$^2$ (Giaquinta, 1983), в листе *Cucurbita melo* — 68 м на 1 дм$^2$ (Schmitz et al., 1987). При площади листа 1.68 дм$^2$ общая длина проводящих пучков составляет 120 м, из нее на долю мелких жилок приходится 115 м (данные для листа *Cucurbita*). Важная специфика этого отдела — его стационарность: в отличие от осевых органов в листьях не происходит смены функционирующих зон и характер функциональных взаимоотношений между проводящими и паренхимными тканями сохраняется постоянным.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1988 г.

Ультраструктурные исследования мелких жилок у разных растений показали существование двух принципиально различных типов промежуточных клеток: с плазмодесмами на границе пучка и без них. На этом основании выделено 2 типа мелких жилок: открытый и закрытый (Гамалей, 1974). В наших предыдущих сообщениях были детально описаны их ультраструктурная специфика (Гамалей, Пахомова, 1983а), распределение в некоторых порядках двудольных (Гамалей, Пахомова, 1983б), функциональные особенности и эволюция (Гамалей, Пахомова, 1984). Сравнительные исследования мелких жилок закрытого типа дополнительно обнаружили несколько вариантов их структуры, которые могут быть выделены как подтипы закрытого типа (Pate, Gunning, 1969; Гамалей, Пахомова, 1983а; Evert, 1984). В настоящей статье откорректирована типология мелких жилок (уточнены взаимоотношения типов и подтипов) и приведены структурные данные по большой группе новых растений. Это позволяет более обоснованно обсудить вопросы таксоноспецифичности типов, их связи с жизненными формами и их эволюцией.

## Материал и методы

К настоящему моменту круг объектов расширен до 750 или немногим более видов, бо́льшая часть которых относится к основным порядкам и семействам двудольных. Зрелые, закончившие рост листья фиксировали и препарировали по стандартным методикам для световой и электронной микроскопии, детально описанным в наших предыдущих работах (Гамалей, Пахомова, 1983а, б). Особенности развития мелких жилок в растущем листе изучены на материале нескольких видов, представительных для каждого из выделенных типов.

## Результаты исследования

Структурные типы. Все структурные вариации мелких жилок могут быть классифицированы на 2 основных типа (рис. 1).

1. Открытый (древесный) тип [1] — с множеством плазмодесменных полей между мезофилльными и промежуточными клетками.

2. Закрытый (травянистый) тип — без плазмодесм или с единичными плазмодесмами в этой зоне. Внутри этого типа могут быть выделены 3 подтипа: а) с гладкой изнутри оболочкой промежуточных клеток; б) с лабиринтом или протуберанцами оболочки в промежуточных клетках (клетки типа передаточных); в) с хлоренхимной обкладкой пучков (коронарным синдромом), такие пучки открыты на уровне обкладки (множество плазмодесм между обкладочными и мезофилльными клетками), но закрыты на уровне промежуточных клеток (отсутствие плазмодесм между обкладочными и промежуточными клетками).

Развитие пучков открытого и закрытого типов. Зрелая структура мелких жилок, наблюдаемая на поперечных срезах (рис. 1), возникает в результате нескольких циклов деления прокамбиальных инициалей ксилемы и флоэмы (рис. 2, табл. I). Ксилемная инициаль в обоих типах жилок делится одинаково: периклинально в течение первых двух-трех циклов. Схема деления флоэмной инициали более сложная и принципиально различная для пучков открытого и закрытого типов. При формировании пучков открытого типа флоэмная инициаль делится несколько раз антиклинально, иногда антиклинальной вилкой сразу на 3 клетки. Развитие флоэмной части пучков за-

---

[1] Термины «открытый (древесный)» и «закрытый (травянистый)» уже используются в литературе для разграничения пучков по принципу наличия или отсутствия в них камбия и вторичных проводящих тканей. Деление растений по этому признаку совпадает с их делением по признаку наличия или отсутствия плазмодесменных полей в мелких жилках. Поэтому в данном случае эти термины употреблены в расширенном смысле, с учетом обоих признаков.

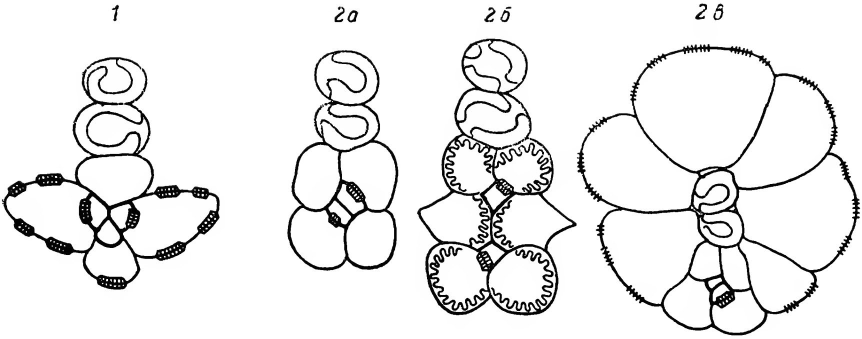


Рис. 1. Структурные типы мелких жилок.

1 — открытый тип с плазмодесменными полями между мезофиллом и флоэмой; 2 — варианты закрытого типа: а — с гладкой оболочкой промежуточных клеток, б — с протуберанцами оболочки в промежуточных клетках, в — с хлоренхимной обкладкой пучков.

крытого типа начинается серией периклинальных делений, таких же по направлению, как в ксилемной части. В последующем развитии пучков обоих типов антиклинальные и периклинальные деления могут чередоваться в разной последовательности. Разница в направлении первых делений флоэмной инициали сказывается на конечной структуре следующим образом: в пучках открытого типа флоэма тангентально развернута относительно ксилемы, в пучках закрытого типа — развивается в том же радиальном направлении, как и ксилема (рис. 2). Подтипы закрытого типа не имеют принципиальных различий по развитию и конечной структуре.

Ультраструктурная специфика промежуточных клеток. Промежуточные клетки — особая разновидность спутников ситовидных элементов, встречающаяся только во флоэме листа. Как и другие спутники, они образуются из общей с ситовидными элементами инициали и располагаются в контакте с ними. Промежуточные клетки отличают больший, чем у обычных спутников, размер, крупное ядро, очень плотная цитоплазма с множеством рибосом, доминирование среди органелл митохондриального ретикулума, слабое развитие или даже отсутствие центральной вакуоли (табл. II—IV). Другие ультраструктурные признаки имеют специфику, связанную с типом жилок.

Открытый тип. Главная особенность промежуточных клеток в жилках этого типа — обилие плазмодесм, собранных в плазмодесменные поля на утолщенных участках клеточной оболочки (табл. II). Плазмодесмы обычно многократно ветвятся внутри утолщений в направлении промежуточных клеток. Плазмодесменные поля распределены более или менее равномерно вдоль поверхности оболочки (кластерная организация) и занимают около 50 % ее. Каждое из них включает до нескольких сотен плазмодесм; общее их число на клетку может достигать 20—25 тыс. Присутствие плазмодесм между клетками мезофилла, промежуточными клетками и ситовидными элементами — показатель симпластической непрерывности вдоль всего пути паренхимного транспорта фотоассимилятов. Упорядоченная организация плазмодесм в полях — показатель их родственности, онтогенетической и филогенетической предшественности ситовидным полям и пластинкам.

В клетках именно этого типа очень развита система агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР). Диаметр трубчатых элементов АЭР варьирует от 50 до 500 нм, плотность распределения их в цитоплазме обратно пропорциональна диаметру. Сеть трубчатых элементов АЭР тесно переплетена с митохондриальным ретикулумом. АЭР системы соседних клеток связаны

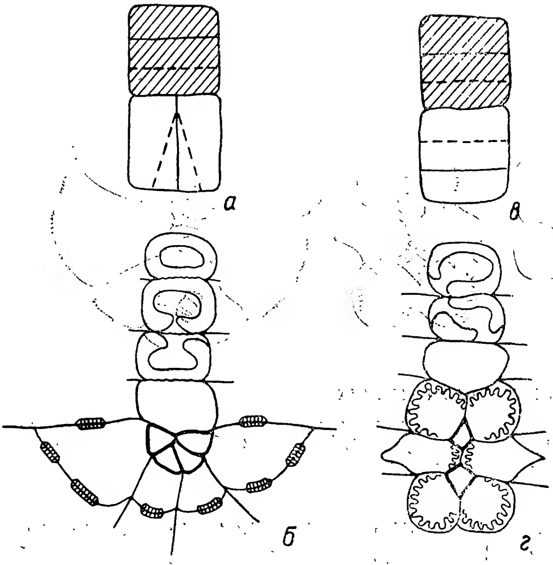


Рис. 2. Развитие мелких жилок. *а* — схема деления ксилемной (заштрихована) и флоэмной инициалей в пучках открытого типа, *б* — зрелая структура пучков открытого типа, *в* — схема деления инициалей в пучках закрытого типа, *г* — зрелая структура пучков закрытого типа.

между собой плазмодесменными контактами. Центральная вакуоль в этих клетках обычно не развивается (только в клетках, теряющих функциональную способность), система АЭР является ее структурной модификацией, специфичной для данного типа клеток (табл. IV, *а*).

Пластидный аппарат этих клеток редуцирован до нескольких мелких лейкопластов. Они не имеют или почти не имеют тилакоидов, гран — тем более, но содержат всегда одну или несколько пластоглобул, которые увеличиваются с возрастом и постепенно преобразуют лейкопласты в хромопласты, если судить по структурным данным. Данных по пигментам нет.

Закрытый тип. В жилках этого типа промежуточные клетки отделены от клеток мезофилла оболочкой без плазмодесм или с очень редкими плазмодесмами. Внутренняя поверхность этой сплошной оболочки может быть гладкой (в подтипе 2а) или с множеством протуберанцев (в подтипе 2б). Митохондриальный ретикулум занимает в клетках периферическую позицию, при наличии лабиринта из протуберанцев оболочки вплетен в него (табл. III, *б*). Система АЭР в этом типе клеток развита слабее, чем в предыдущем (табл. IV), и является замкнутой — симпластическая непрерывность существует только с полостью ситовидного элемента через латеральные ситовидные поля, с АЭР мезофилла контактов нет. Клетки более вакуолизированы, часто имеют центральную вакуоль. Продвинутость вакуолизации объясняет меньшее количество элементов АЭР в клетках.

Промежуточные клетки этого типа относятся к числу зеленых, вероятно, автотрофных. Их пластидный аппарат состоит из нескольких крупных хлоропластов с развитыми гранами (табл. III, *б*; IV, *б*). Хлоропласты окружают клеточное ядро, митохондрии смещены к периферии. Пероксисомы, которые вообще не встречаются в клетках предыдущего типа, в этих найдены в большом количестве и всегда в контакте с хлоропластами.

Промежуточные клетки растений с коронарным синдромом (подтип 2в) соответствуют этой характеристике. Несмотря на обилие плазмодесм в стенке между мезофилльными и обкладочными клетками, в промежуточных клетках их нет. Нет в них и протуберанцев (единственное исключение найдено у *Flaweria brownii*).

Распределение типов жилок по группам растений. Тип жилок оказался специфичным для многих семейств, а иногда и для порядков цветковых растений (более детальному анализу таксономического распределения типов предполагается посвятить следующую публикацию). Распределение типов жилок по семействам представлено в табл. 1. Монотипность по этому признаку особенно характерна для систематических групп, включающих виды, близкие по жизненным формам. Систематические группы

### ТАБЛИЦА 1

### Распределение типов мелких жилок по семействам цветковых растений

| Типы мелких жилок | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 1—2а | 2а | 2б | 2в |
| | | Однодольные | | |
| | *Arecaceae* | *Alismataceae* | *Alliaceae* | *Cyperaceae* |
| | *Commelinaceae* | *Cyperaceae* | *Liliaceae* | *Poaceae* |
| | | *Poaceae* | *Zosteraceae* | |
| | | Двудольные | | |
| *Acanthaceae* | *Aceraceae* | *Adoxaceae* | *Acanthaceae* | *Acanthaceae* |
| *Annonaceae* | *Aristolochiaceae* | *Anacardiaceae* | *Asteraceae* | *Aizoaceae* |
| *Apocynaceae* | *Asclepiadaceae* | *Apiaceae* | *Balsaminaceae* | *Amaranthaceae* |
| *Aucubaceae* | *Berberidaceae* | *Araliaceae* | *Boraginaceae* | *Asteraceae* |
| *Betulaceae* | *Bombacaceae* | *Balsaminaceae* | *Brassicaceae* | *Boraginaceae* |
| *Bignoniaceae* | *Campanulaceae* | *Boraginaceae* | *Cistaceae* | *Brassicaceae* |
| *Buddlejaceae* | *Cannabaceae* | *Brassicaceae* | *Crassulaceae* | *Capparaceae* |
| *Buxaceae* | *Convolvulaceae* | *Campanulaceae* | *Dipsacaceae* | *Caryophyllaceae* |
| *Calycanthaceae* | *Cordiaceae* | *Caryophyllaceae* | *Fabaceae* | *Chenopodiaceae* |
| *Casuarinaceae* | *Coriariaceae* | *Chenopodiaceae* | *Frankeniaceae* | *Euphorbiaceae* |
| *Cercidiphyllaceae* | *Crassulaceae* | *Cistaceae* | *Geraniaceae* | *Nyctaginaceae* |
| *Clethraceae* | *Ericaceae* | *Cneoraceae* | *Globulariaceae* | *Polygonaceae* |
| *Combretaceae* | *Euphorbiaceae* | *Dipsacaceae* | *Hippocastanaceae* | *Portulacaceae* |
| *Cornaceae* | *Flacourtiaceae* | *Fabaceae* | *Hydrophyllaceae* | *Scrophulariaceae* |
| *Cucurbitaceae* | *Hernandiaceae* | *Gentianaceae* | *Linaceae* | *Zygophyllaceae* |
| *Davidiaceae* | *Hippocastanaceae* | *Geraniaceae* | *Plantaginaceae* | |
| *Ebenaceae* | *Malvaceae* | *Lentibulariaceae* | *Plumbaginaceae* | |
| *Ehretiaceae* | *Meliaceae* | *Linaceae* | *Primulaceae* | |
| *Elaeagnaceae* | *Monimiaceae* | *Lobeliaceae* | *Rubiaceae* | |
| *Fagaceae* | *Moraceae* | *Molluginaceae* | *Scrophulariaceae* | |
| *Garryaceae* | *Morinaceae* | *Moringaceae* | *Solanaceae* | |
| *Hamamelidaceae* | *Paeoniaceae* | *Nelumbonaceae* | *Tamaricaceae* | |
| *Hydrangeaceae* | *Papaveraceae* | *Nitrariaceae* | *Valerianaceae* | |
| *Juglandaceae* | *Passifloraceae* | *Nymphaeaceae* | | |
| *Lamiaceae* | *Piperaceae* | *Plantaginaceae* | | |
| *Lauraceae* | *Pittosporaceae* | *Polygonaceae* | | |
| *Loganiaceae* | *Polemoniaceae* | *Primulaceae* | | |
| *Lythraceae* | *Rhamnaceae* | *Pyrolaceae* | | |
| *Magnoliaceae* | *Rhizophoraceae* | *Ranunculaceae* | | |
| *Myrtaceae* | *Rosaceae* | *Scrophulariaceae* | | |
| *Oleaceae* | *Rubiaceae* | *Simaroubaceae* | | |
| *Onagraceae* | *Rutaceae* | *Solanaceae* | | |
| *Punicaceae* | *Sambucaceae* | *Tetragoniaceae* | | |
| *Rubiaceae* | *Sapotaceae* | *Valerianaceae* | | |
| *Salicaceae* | *Saxifragaceae* | *Zygophyllaceae* | | |
| *Schizandraceae* | *Scrophulariaceae* | | | |
| *Tiliaceae* | *Solanaceae* | | | |
| *Ulmaceae* | *Staphylleaceae* | | | |
| *Verbenaceae* | *Tamaricaceae* | | | |
| *Vitaceae* | *Urticaceae* | | | |
| | *Viburnaceae* | | | |

с широким диапазоном жизненных форм отличаются и большим варьированием типов.

Мелкие жилки открытого типа свойственны большинству древесных растений, особенно вечнозеленых тропических; закрытая структура более характерна для сезонных много- и однолетних трав умеренного пояса. Согласованность деления растений по жизненным формам и типам жилок более детально прослежена нами на материале двудольных растений. Корреляция несомненна, хотя и в группе деревьев, и в группе трав примерно 20 % видов имеют типы жилок, не соответствующие их габитусу. Эти исключения из правила заслуживают отдельного анализа. Немногие данные, полученные по однодольным и голосеменным растениям, в целом подтверждают закономерность: голосеменные имеют пучки, близкие по структуре клеток, собирающих ассимиляты, к открытым пучкам древесных двудольных; для однодольных, как и для травянистых двудольных, характерны все варианты пучков закрытого типа.

## Обсуждение

Функциональные аспекты. Сопоставление структуры жилок с составом сахаров флоэмного эксудата (по данным Zimmermann, Ziegler, 1975; Giaquinta, 1983) показало, что группы растений, различающиеся по типу жилок, одновременно различаются и по составу эксудата: у растений с открытой структурой пучков состав флоэмного эксудата всегда сложный, с высоким содержанием олигосахаридов рафинозного ряда (сахарозы, рафинозы, стахиозы, вербаскозы, аюгозы) или сахароспиртов (маннитола, сорбитола), помимо сахаров, значительным может быть процент аминокислот и пептидов; растения с закрытыми пучками имеют обедненный состав эксудата, единственным транспортным углеводом у них является сахароза (табл. 2). Это хотя и косвенный, но убедительный показатель того, что структура пучков определяет механизм загрузки, а он в свою очередь — состав эксудата (Гамалей, Пахомова, 1984).

ТАБЛИЦА 2

Связь между жизненной формой растений, структурой жилок, механизмом загрузки флоэмы и составом флоэмного эксудата

| Жизненная форма | Структура жилок | Основной механизм загрузки флоэмы | Состав флоэмного эксудата |
|---|---|---|---|
| Вечнозеленые тропические деревья | Открытая | Симпластический | Олигосахариды, сахароспирты, аминокислоты |
| Сезонные травы умеренного пояса | Закрытая | Апопластический | Сахароза |

По одним структурным данным нельзя решить вопрос о механизме загрузки флоэмы во всех тонкостях, но они явно указывают на то, что он не может быть решен однозначно для всех растений. Исследователи, работавшие с видами, имеющими пучки с плазмодесмами в сторону мезофилла, единодушны в оценке симпластического транспорта как единственного или основного механизма загрузки (виды сем. *Oleaceae*: Гамалей, 1974; *Cucurbita*: Cataldo, 1974; Turgeon et al., 1975; Schmitz et al., 1987; *Commelina*: Erwee et al., 1985; *Ipomoea*: Madore et al., 1986). Комбинируя различные вещества с флуоресцентными красителями, удалось показать, что предельным для транспорта по плазмодесмам является размер молекул в 1600 Д (Goodwin, 1983). Позже, однако, выяснилось, что плазмодесменный транспорт является избирательным и зависит не только от размера молекул, но и от их структуры и гидрофильных свойств головной части молекулы. В частности, показан транспорт по плазмодесмам пептидов с гораздо более высоким молекулярным весом (Terry, Robards, 1987).

Травянистые растения с жилками закрытого типа несомненно должны иметь (исходя из структурных особенностей) апопластную стадию на пути ассимилятов во флоэму и трансмембранный перенос сахарозы в промежуточных клетках. Действительно, для ряда травянистых растений прямыми экспериментами показан выход сахарозы в апопласт (*Beta*: Курсанов, Бровченко, 1969; Geiger et al., 1973; Giaquinta, 1983). Поглощение сахарозы из апопласта промежуточными клетками в симпорте с протонами установлено на этой же группе объектов (Delrot, Bonnemain, 1981).

Если загрузка сахарозы в промежуточных клетках закрытых пучков несомненно идет против градиента концентрации с большими энергетическими затратами, то в отношении загрузки открытых пучков это положение не кажется очевидным. По плазмодесмам в промежуточные клетки могут двигаться предшественники (глюкоза и галактинол), связываемые в олигосахариды или другие сложные сахара только в промежуточных клетках (Schmitz et al., 1987). Транспорт предшественников в этом случае идет по градиенту, и затраты на него в действительности оказываются затратами на синтез и компартментацию конечных продуктов в АЭР промежуточных клеток. Но возможность синтеза конечных продуктов сразу в клетках мезофилла и транспорта их по плазмодесмам через промежуточные клетки в ситовидные трубки тоже не исключается (Ziegler, 1975). В этом варианте загрузка по симпласту также должна оцениваться как идущая против градиента концентрации.

Закрытые пучки разных подтипов могут различаться потенциальной способностью и способами поглощения сахаров из апопласта. У растений с гладкими изнутри промежуточными клетками (подтип 2а) АТФазная активность обнаруживается и в промежуточных клетках, и в тонкостенных ситовидных элементах, на основании чего предполагается, что малая и нерегулируемая поверхность поглощающих клеток в какой-то степени компенсируется их большим числом (Giaquinta, 1983; Fisher, 1986). У растений, образующих протуберанцы и регулирующих тем самым поглощающую поверхность промежуточных клеток, АТФазная активность найдена только на плазмалемме промежуточных клеток. Эти данные подтверждают более высокую в целом специализацию промежуточных клеток с протуберанцами оболочки и пучков, имеющих такие клетки (подтип 2б).

В жилках типа 2в высокая плотность плазмодесм между клетками мезофилла и обкладки несомненно свидетельствует о симпластическом транспорте первичных продуктов фотосинтеза в обкладку. Крайне малое число или полное отсутствие плазмодесм между клетками обкладки и пучка заставляет предполагать выход сахаров из обкладки в апопласт и АТФ-зависимое трансмембранное поглощение вновь в промежуточных клетках пучка. Сходство заключительной стадии загрузки таких пучков с загрузкой других типов закрытых пучков несомненно, оно очевидно и по результату загрузки: у этой группы $C_4$ трав, как и у всех остальных, флоэмный эксудат состоит практически из одной сахарозы.

Различия степени развития пластид в промежуточных клетках пучков открытого и закрытого типов могут интерпретироваться по-разному. Хлоропласты закрытых пучков, судя по контакту с ними пероксисом и по развитию гран, фотосинтетически активны и могут быть дополнительным источником энергии для транспорта сахаров через промежуточные клетки. Отчего же не развиваются по этому пути пластиды в промежуточных клетках открытых пучков? Возможно, редукция пластидного аппарата в этих клетках связана с особенностями компартментации транспортируемых сахаров. Известно, что высокая концентрация сахаров в клетке может подавлять развитие пластид. Эксперименты с постепенным блокированием оттока сахаров медленным охлаждением черешка листа (Oross et al., 1986) показали, что постоянное переполнение сахарами промежуточных клеток закрытых пучков приводит к такой же редукции хлоропластов, какая наблюдается в промежуточных клетках открытых пучков в норме.

Эволюционные аспекты. На основании изученного материала можно утверждать, что структура флоэмной части пучков, способ ее загрузки и состав флоэмного эксудата менялись сопряженно и в связи с экологически обусловленной эволюцией жизненных форм. Этот факт может оказаться важным для понимания механизмов филогенетического развития самих жизненных форм.

Очевидно, что структура мелких жилок и их функциональная специфика развивались в ходе эволюции цветковых растений в двух основных направлениях. Эволюция тропических древесных форм связана с умножением плазмодесменных связей между мезофиллом и пучками, совершенствованием их кластерной организации, интенсификацией загрузки флоэмы через симпластическую систему сахарами разных классов, аминокислотами, пептидами. Стрессовое по своей природе преобразование древесных форм в травянистые сопровождалось изменениями структуры пучков в нескольких направлениях, по-разному обеспечивающих сходный результат: усиление загрузки флоэмы через апопласт чистой сахарозой. Либо увеличивается число клеток, способных к поглощению сахарозы из апопласта (тип 2а), либо формируются более специализированные клетки с протуберанцами оболочки, способные более интенсивно поглощать сахарозу из апопласта вследствие амплификации поглощающей поверхности (тип 2б), или последовательно комбинируются симпластические и апопластические этапы загрузки и совершенствуется таким способом ее регуляция (тип 2в).

Оценить эволюционное значение этих различий в полной мере сейчас трудно. По-видимому, они связаны с особенностями эволюции всей проводящей системы в целом. Две транспортные системы растений — симпласт и апопласт — возникли в ходе становления многоклеточных организмов путем реализации двух возможностей межклеточного обмена метаболитами. Эти транспортные системы из локальных превращаются в глобальные с возникновением проводящих тканей. Система симпластического транспорта метаболитов — флоэма — более древняя, она восходит к периоду возникновения организменных форм из колониальных и хорошо развита уже у бурых водорослей, отличаясь разнообразным набором транспортируемых веществ и стабильностью направлений транспорта. Древесные формы семенных растений, особенно тропических видов, тоже имеют довольно стабильную в онтогенезе систему донорно-акцепторных отношений. Регуляторные механизмы при стабильных направлениях транспорта могут быть сравнительно простыми, производными от топографии симпластических связей. Расстояния транспорта у этих растений велики, и пропускная способность флоэмы могла оказаться лимитирующим фактором в их эволюции. Использование в качестве транспортных соединений более сложных и более углеродистых сахаров повышает пропускную способность флоэмы (Курсанов, 1976).

Сезонные травы имеют малые расстояния переноса, но мобильную в онтогенезе систему донорно-акцепторных отношений, с частой сменой направлений транспорта на обратные. В проводящей системе такого типа пропускная способность отходит на второй план, более важными становятся проблемы регуляции флоэмного транспорта. Загрузка флоэмы сахарозой через апопласт дает возможность менять направление транспорта на обратное без значительной структурной перестройки промежуточных клеток. Использование в качестве транспортных соединений сахаров более сложных, чем сахароза, в этом случае исключается из-за невозможности их трансмембранного переноса в симпорте с протонами. Так, особенности того и другого механизмов загрузки с присущими им транспортными формами сахаров оказались прочно связаны со спецификой проводящей системы деревьев и трав. Учитывая, что филогенетически флоэма старше ксилемы и симпласт как единая система древнее, чем апопласт, кажется естественным предполагать, что симпластический путь загрузки флоэмы постепенно сменялся на загрузку через апопласт по мере перехода от вечнозеленых тропических древесных форм со стабильными донорно-акцепторными отношениями органов к сезонным травам умеренного пояса, имеющим более сложный под влиянием экологии ритм развития и переменные донорно-акцепторные отношения, требующие соответственно и более тонкой регуляции механизмов загрузки и разгрузки. Эти 2 направления эволюции флоэмы продолжаются и сейчас, отражая особенности экологии, географии и эволюции разных таксонов.

Сравнительно недавно выяснилось, что сахароза (в отличие от других сахаров) обладает сильным морфогенетическим эффектом, позволяющим ее приравнивать по влиянию на дифференцировку клеток к фитогормонам, особенно к ауксину (Beslow, Rier, 1969; Warren Wilson, 1984). Транспортируемые по флоэме сахароза и по ксилеме ауксин образуют радиальные градиенты («морфогенетические поля»), взаимодействие которых в зоне камбия оказывает решающее влияние на формирование вторичных проводящих тканей осевых органов. Высокое содержание сахарозы во флоэме может оказывать угнетающее действие и на работу камбия, и на дифференциацию проводящих тканей, особенно ксилемы (Warren Wilson, 1984). Если это будет окончательно доказано, то нетрудно построить довольно простую модель обратных связей, обеспечивающих согласованность структурно-функциональных особенностей проводящей системы в зонах загрузки и осевого транспорта. Вполне возможно, что подавление развития вторичных тканей высоким содержанием сахарозы во флоэме — одно из звеньев в эволюционном преобразовании древесных форм в травянистые.

## ЛИТЕРАТУРА

*Гамалей Ю. В.* Симпластические связи в мелких жилках *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе). — Бот. журн., 1974, т. 59, № 7, с. 980—988. — *Гамалей Ю. В., Пахомова М. В.* Мелкие жилки листа двудольных. I. Структура и основы типологии. — Бот. журн., 1983а, т. 68, № 3, с. 287—301. — *Гамалей Ю. В., Пахомова М. В.* Мелкие жилки листа двудольных. II. Таксономическое распределение основных типов. — Бот. журн., 1983б, т. 68, № 4, с. 428—440. — *Гамалей Ю. В., Пахомова М. В.* Мелкие жилки листа двудольных. III. Структура, функции, эволюция. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 9, с. 1159—1166. — *Курсанов А. Л.* Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с. — *Курсанов А. Л., Бровченко М. И.* Свободное пространство как промежуточная зона между фотосинтезирующими и проводящими клетками листовой пластинки. — Физиология растений, 1969, т. 16, № 5, с. 965—972. — *Beslow D. T., Rier J. P.* Sucrose concentration and xylem regeneration in *Coleus* internodes in vitro. — Plant Cell Physiol., 1969, vol. 10, N 1, p. 69—77. — *Cataldo D. A.* Vein loading: the role of the symplast in intercellular transport of carbohydrate between the mesophyll and minor veins of tobacco leaves. — Plant Physiol., 1974, vol. 53, N 4, p. 912—917. — *Delrot S., Bonnemain J. L.* Involvement of protons as a substrate for the sucrose carrier during phloem loading in *Vicia faba* leaves. — Plant Physiol., 1981, vol. 67, N 3, p. 560—564. — *Esau K.* Minor veins in *Beta* leaves; structure related to function. — Proc. Am. Phil. Soc., 1967, vol. 11, p. 219—233. — *Erwee M. G., Goodwin P. B., van Bel A. J. E.* Cell-cell communication in the leaves of *Commelina cyanea* and other plants. — Plant Cell Environ.,1985, vol. 8, N 1, p. 173—178. — *Evert R. F.* Comparative structure of phloem. — In: Contemporary problems in plant anatomy. New York: Acad. Press, 1984, p. 145—234. — *Fischer A.* Untersuchungen über das Siebröhren-System der Cucurbitaceen. Berlin, 1884. 54 S. *Fisher D. G.* Ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute concentration in green areas of variegated *Coleus blumei* Benth. leaves. — Planta, 1986, vol. 169, N 1, p. 141—152. — *Geiger D. R., Giaquinta R. T., Sovonick S. A., Fellows R. J.* Solute distribution in sugar beet leaves in relation to phloem loading and translocation. — Plant Physiol., 1973, vol. 52, N 4, p. 585—589. — *Giaquinta R. T.* Phloem loading of sucrose. — An. Rev. Plant Physiol., 1983, vol. 34, p. 347—387. — *Goodwin P. B.* Molecular size limit for movement in the symplast of the *Elodea* leaf. — Planta, 1983, vol. 157, N 2, p. 124—130. — *Madore M. A., Oross J. W., Lucas W. J.* Symplastic transport in *Ipomoea tricolor* source leaves. — Plant Physiol., 1986, vol. 82, N 2, p. 432—442. — *Oross J. W., Grusak M. A., Lucas W. J.* Regulation of long-distance translocation in sugar beet: structural aspects. — In: Phloem transport. New York: Alan R. Lis. Inc., 1986, p. 477—486. — *Pate J. S., Gunning B. E. S.* Vascular transfer cells in angiosperm leaves — a taxonomic and morphological survey. — Protoplasma, 1969, vol. 68, N 2, p. 135—156. — *Schmitz K., Cuypers B., Moll M.* Pathway of assimilate transfer between mesophyll cells and minor veins in leaves of *Cucumis melo* L. — Planta, 1987, vol. 171, N 1, p. 19—29. — *Terry B. R., Robards A. B.* Hydrodynamic radius alone governs the mobility of molecules through plasmodesmata. — Planta, 1987, vol. 171, N 2, p. 145—158. — *Turgeon R., Webb J. A., Evert R. F.* Ultrastructure of minor veins in *Cucurbita pepo* leaves. — Protoplasma, 1975, vol. 83, N 3, p. 217—232. — *Warren Wilson J.* Control of tissue patterns in normal development and in regeneration. — In: Positional controls in plant development. Cambridge: Univ. Press, 1984, p. 225—280. — *Ziegler H.* Nature of transported substances. — In: Transport in plants. Berlin: Springer, 1975, vol. 1, p. 59—100. — *Zimmermann M. H.*, *Ziegler H.* List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates. — Ibid., p. 480—505.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 IV 1988.

## SUMMARY

The structure of leaf minor veins in 750 species from 140 families of flower plants has been studied by light and electron microscopy. The presence of two structural types of minor veins is shown. These vein types differ by the structure of intermediate cells, by the mechanism of phloem loading and sugar transport forms. Most woody plants have intermediate cells with numerous plasmodesmal fields, symplastic transport as a main phloem loading mechanism, as well as oligosaccharides and other complex sugars as the main phloem transport substances. On the contrary, the majority of herbs have intermediate cells without plasmodesmal connections, and apoplastic loading of sucrose only by membrane proton cotransport. The close type is divided into three subtypes, differing by the degree of development of structures used for the sugar uptake from apoplast. The evolution of the minor vein structure and phloem loading mechanism are discussed in relation to the evolution of plant life-forms.

УДК 581.84

Л. Е. Муравник

# УЛЬТРАСТРУКТУРА СЛИЗЕВЫХ ЖЕЛЕЗОК *PINGUICULA VULGARIS* (*LENTIBULARIACEAE*) В ХОДЕ ИХ РАЗВИТИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ

L. E. MURAVNIK. THE SLIME GLAND ULTRASTRUCTURE IN *PINGUICULA VULGARIS* (*LENTIBULARIACEAE*) IN THE COURSE OF THEIR DEVELOPMENT AND FUNCTION

В слизевых железках синтез и секреция ловчей слизи осуществляются в секреторных клетках с участием аппарата Гольджи; эти процессы начинаются сразу по достижении железками функциональной зрелости и происходят непрерывно в течение почти всего периода их жизнедеятельности, снижаясь только в стареющих листьях. Переход к фазе активной секреции характеризуется гипертрофией аппарата Гольджи, сильным развитием агранулярного и гранулярного эндоплазматического ретикулума, присутствием многочисленных лейкопластов с ретикулярными футлярами и конденсированных митохондрий. Полисахаридный компонент слизи, синтезированный в диктиосомах, в дальнейшем попадает в вакуоли и слизистый слой секреторных клеток путем экзоцитоза пузырьков Гольджи. Слизистый слой представляет собой место временного хранения секрета перед его выведением через разрывы в кутикуле на поверхность железок. Стимуляция железок белоксодержащим субстратом не оказывает заметного влияния на ультраструктуру их клеток.

*Pinguicula vulgaris* L. относится к группе насекомоядных растений, у которых функции привлечения добычи и ее переваривания разделены между железками двух разных типов — пищеварительными и слизевыми.

Пищеварительные железки специализируются на синтезе и запасании гидролитических ферментов, активном их выведении на поверхность листа под влиянием стимуляции, а также на последующем поглощении продуктов переваривания. Детально особенности ультраструктуры пищеварительных железок в связи с их функцией были описаны ранее (Heslop-Harrison, Knox, 1971; Heslop-Harrison, 1975, 1976; Y. Heslop-Harrison, J. Heslop-Harrison, 1980, 1981; Васильев, Муравник, 1986; Муравник, 1988).

Слизевые железки секретируют ловчую слизь и откладывают ее на поверхность головки. Блестящие капли слизи, напоминающие жировые (отсюда и русское название «жирянка»), привлекают насекомых. В то же время, обладая клеящими свойствами, они удерживают пойманную добычу на листовой пластинке. Секрет слизевых железок в основном состоит из аморфных полисахаридов. По данным E. Schnepf (1961b), в нем были обнаружены полисахариды из галактозы, арабинозы, ксилозы, рамнозы и глюкуроновой кислоты. Помимо углеводной фракции, для слизевых железок характерна и небольшая ферментативная активность (Heslop-Harrison, 1975).

За синтез и секрецию слизи в привлекающих железках «отвечает» аппарат Гольджи, что впервые было показано Schnepf (1961a, 1963a, b). В секреторных клетках этих железок весьма многочисленными являются диктиосомы, связанные с большим числом пузырьков. Свои выводы Schnepf сделал, наблюдая за железками *Drosophyllum*, а затем перенес их на слизевые железки *Pinguicula* и волоски *Drosera*. Впоследствии с целью уточнения некоторых особенностей тонкой структуры слизевых железок проводилось их сравнение с пищеварительными железками *Pinguicula* (Heslop-Harrison, 1976). В настоящее время в литературе отсутствует детальная ультраструктурная характеристика клеток слизевых железок. До сих пор не установлены период в ходе их развития, в котором начинается выделение ловчей слизи, а также характер изменения секреторного процесса во времени.

## Материал и методика

Материал собирали из естественных местообитаний в Ленинградской обл. Для изучения ультраструктуры железок в процессе развития брали зачатки листьев недавно тронувшихся в рост почек (середина апреля), молодые, неразвернувшиеся листья во время выхода их из почки (май—июнь), а также зрелые листья. Искусственную подкормку листьев осуществляли яичным альбумином, который наносили мелкими кусочками (1×1 мм) на край листовой пластинки. Залитые пищеварительной жидкостью фрагменты листьев фиксировали через 4 ч, 1, 2 и 5 сут после стимуляции. Фиксацию осуществляли 3%-м раствором глутарового альдегида (4—5 ч в тепле), затем 2%-м раствором осмиевой кислоты (16 ч на холоде), заливали в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы исследовали в электронных микроскопах JEM-7A и Hitachi-600. Морфометрический анализ снимков (определение парциального объема клеточных компонентов) выполняли с помощью автоматического анализатора изображений IBAS. Плотность распределения свободных рибосом подсчитывали на участках гиалоплазмы площадью 0.5 или 1 мкм$^2$. Статистическую обработку данных проводили по результатам количественного анализа фотографий медианных срезов 5—7 железок на каждой стадии развития.

## Результаты исследования

### Ультраструктура железок в процессе формирования и специализации

У *P. vulgaris* слизевые железки располагаются на адаксиальной поверхности листьев, на лепестках, чашелистиках, а также на цветоносе. Частота их встречаемости на листовой пластинке составляет 6—8 на 1 мм$^2$. Зрелые железки (рис. 1, *е*) обычно состоят из клеток четырех типов: 1) шестнадцати секреторных, расположенных радиально; 2) одной барьерной клетки с полностью кутинизированными латеральными стенками, поддерживающей все секреторные клетки; 3) как правило, одной удлиненной клетки-ножки, приподнимающей железку над поверхностью листа; 4) базальной клетки, лежащей на одном уровне с соседними эпидермальными клетками. Железки, встречающиеся вблизи средней жилки и у основания листовой пластинки, имеют многоклеточные однорядные ножки, но более мелкие головки.

Инициали железок обнаруживаются на ближайших к апексу (втором—третьем) листовых зачатках почки и представляют собой протодермальные клетки, вытянутые в виде папилл. В них цитоплазма заметно богаче, чем в соседних клетках протодермы, поэтому их можно отнести к типично меристематическим клеткам. Папиллы возникают близко к краю разрастающейся маргинальным ростом листовой пластинки. По направлению к средней жилке заложение папилл уже не наблюдается.

Инициальная клетка (рис. 1, *а*, *б*) претерпевает периклинальное деление с образованием двух дочерних (рис. 1, *в*), из которых нижняя впоследствии дифференцируется как базальная клетка, а верхняя вновь делится периклинально. Средняя из трех появившихся клеток (рис. 1, *г*), вытягиваясь, в конце концов становится клеткой-ножкой, в то время как верхняя в ходе неравного деления приводит к появлению барьерной клетки и клетки-предшественницы

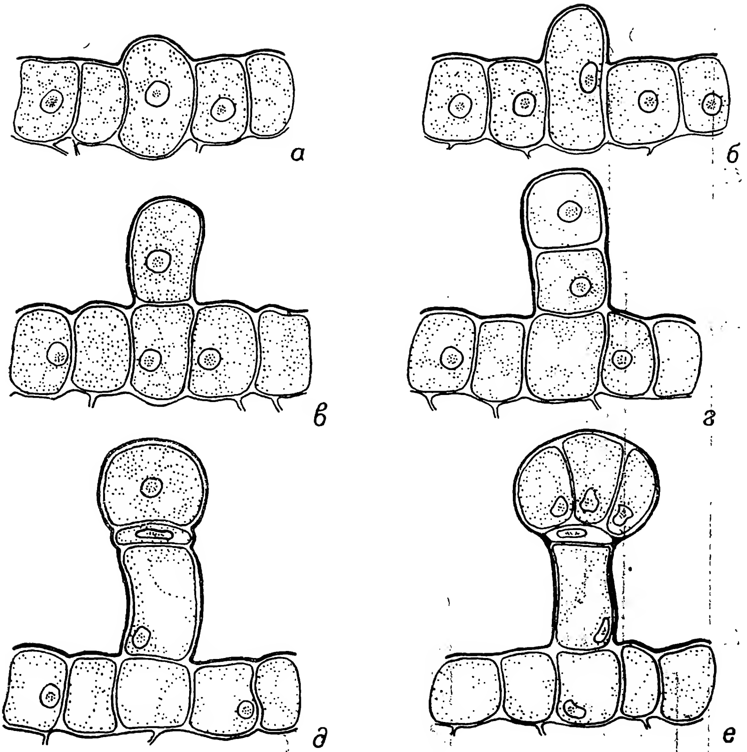


Рис. 1. Этапы формирования слизевой железки.

*а*, *б* — 1-клеточная инициаль; *в* — железка после первого периклинального деления; *г* — после второго периклинального деления; *д* — после неравного периклинального деления; *е* — после серии антиклинальных делений (зрелая железка).

всех секреторных (рис. 1, *д*), которые в свою очередь возникают как производные серии антиклинальных делений (рис. 1, *е*).

Дифференциация слизевых железок, связанная с подготовкой к привлечению и захватыванию насекомых, завершается к тому времени, когда листовые зачатки, свернутые в трубку, разворачиваются, выходя из почки.

Терминальные клетки на 2—4-клеточной стадиях развития железки характеризуются, подобно инициальной, меристематическими признаками: в довольно плотной гиалоплазме частота встречаемости свободных рибосом очень высокая (около 400 на 1 мкм$^2$); эндоплазматический ретикулум присутствует в виде единичных гранулярных цистерн; активность аппарата Гольджи неинтенсивна; митохондрии ортодоксального типа; пластиды представлены лейкопластами; мелкие прозрачные вакуоли случайно распределены в цитоплазме. Ядро занимает центральное положение, гранулярный и фибриллярный компоненты ядрышка в нем взаимно перемешаны.

Наружная клеточная стенка (0.2 мкм толщ.) у всех клеток покрыта тонкой (0.04 мкм) непрерывной кутикулой. В терминальной клетке внутрь от слоя собственно кутикулы различаются отдельные кутиновые глобулы.

В период клеточных делений в цитоплазме терминальной клетки и ее производных наблюдаются некоторые ультраструктурные изменения. Вдоль внутренней границы верхних отделов антиклинальных стенок появляется узкое периплазматическое пространство, в котором обнаруживается рыхлая сеть фибрилл, напоминающих слизь, а также мембранные структуры типа ломасом. По мере созревания железок размер периплазматического пространства увеличивается, достигая 20 % объема клеток на промежуточной стадии спе-

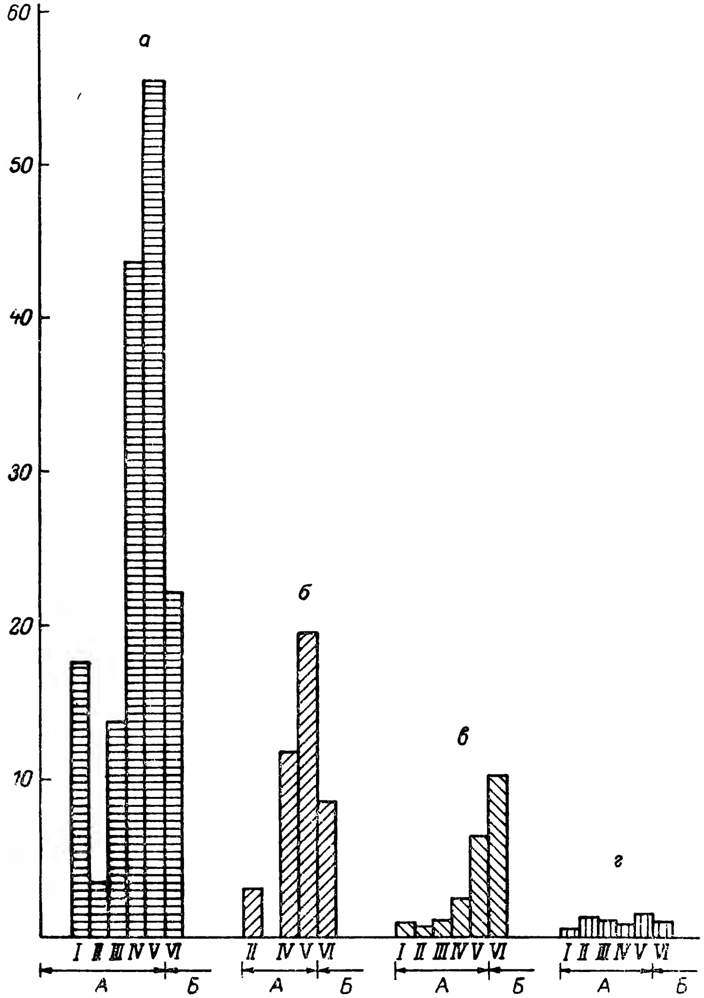


Рис. 2. Изменения парциального объема (%) вакуома (*а*), слизистого слоя (*б*), аппарата Гольджи (*в*) и эндоплазматического ретикулума (*г*) клеток слизевых железок в ходе их развития.

*А* — внутрипочечный рост: *I* — терминальная клетка 2-клеточной железки, *II* — терминальная клетка 4-клеточной железки, *III—VI* — секреторные клетки, *III* — 5—9-клеточная железка, *IV* — начало специализации, *V* — промежуточная стадия специализации. *Б* — внепочечный рост: *VI* — зрелые железки.

циализации (рис. 2, *б*), непосредственно перед выходом листьев из ростовой почки. В зрелых железках величина этого пространства вновь снижается, однако концентрация слизистых включений в нем становится довольно высокой. Отложения слизи приобретают форму парных валиков, симметричных в соседних секреторных клетках (табл. I, *1*). В прилежащей к плазмалемме зоне валиков часто встречаются крупные электронно-плотные глобулы (табл. I, *1*) и отличающиеся от них очень мелкие частицы (табл. I, *2*, *стрелки*) секрета, миелиноподобные образования, а также различные по форме мембранные фрагменты.

Клеточная оболочка секреторных клеток, особенно наружные стенки, характеризуется рыхлым расположением микрофибрилл. Нередко в них обнаруживаются мелкие очаги, целиком лишенные структурированного материала. Толщина наружных стенок остается довольно небольшой (0.3 мкм в зрелых железках), в то же время покровный слой кутикулы заметно увеличивается по мере развития, составляя в итоге 0.13 мкм. Между кутикулой и материалом клеточной оболочки иногда образуется субкутикулярная полость. Уже на начальном этапе специализации железок в кутикуле появляются мелкие (0.1 мкм) разрывы, расположенные преимущественно над антиклинальными стенками. К моменту выхода листа из почки в субкутикулярной полости, на поверхности кутикулы, а также в ее разрывах обнаруживается гранулярно-фибриллярный осадок, напоминающий по внешнему виду содержимое слизевых валиков.

Антиклинальные стенки смежных клеток в месте соединения с наружными стенками расщепляются по зоне срединной пластинки. В образовавшемся пространстве, которое имеет форму клина, обращенного острием внутрь клеток, откладывается вещество, сходное с веществом оболочки, но более светлое (табл. I, *1*, *стрелка*). Между ним и клеточной стенкой образуется узкий пограничный слой меньшей электронной плотности.

По мере специализации железок гиалоплазма секреторных клеток остается довольно плотной. Частота распределения свободных рибосом практически не меняется. Ядро, прежде округлое, приобретает лопастную форму. Сразу по завершении клеточных делений, в результате которых образуется головка железки, ядра секреторных клеток смещаются к базальной стенке, что обусловливает дальнейшую поляризацию клеток. Гранулярный и фибриллярный компоненты ядрышка, взаимно перемешанные в ходе формирования железок, претерпевают частичную сегрегацию, при которой гранулярный компонент смещается к периферии. В ядрах некоторых клеток появляются белковые кристаллы, состоящие из нескольких ламелл.

В ходе развития железок усиливается вакуолизация секреторных клеток (рис. 2, *а*), отмечается появление в вакуолях фибриллярных включений. На внутренней поверхности тонопласта часто встречаются мелкие электронно-плотные глобулы осадка. Появляются разнообразные по происхождению очаги локального автолиза: цитосегресомы и мультивезикулярные тельца; мелкие зоны лизиса, затрагивающие митохондрии; лейкопласты, а также липидные капли. Парциальный объем вакуома достигает максимума на промежуточной стадии специализации, после чего в зрелых листьях уменьшается в 2 раза (рис. 2, *а*). В это время в некоторых клетках удается обнаружить картины экзоцитоза вакуолярного содержимого в слизистый слой в области валиков.

Активность аппарата Гольджи прогрессивно нарастает в процессе созревания железок. Еще в период клеточных делений все диктиосомы приобретают четко выраженную полярность, периферические отделы цистерн загибаются в сторону секреторного полюса и при этом почти смыкаются друг с другом. От диктиосом отделяются пузырьки двух типов: мелкие окаймленные и более крупные без окаймления, с рыхлым фибриллярным секретом. По мере специализации железок заметно увеличивается число диктиосом на срез клетки, а также количество цистерн, составляющих каждую диктиосому. Содержимое центральной части неокаймленных секреторных пузырьков становится более концентрированным, в то же время слой, прилегающий к внутренней поверхности ограничивающей их мембраны, выглядит прозрачным (табл. I, *3*). В зрелых железках, кроме двух типов пузырьков, иногда наблюдается отчленение целых терминальных цистерн со стороны секреторного полюса диктиосом. Все цистерны характеризуются высокой плотностью содержимого. Нередко отмечаются картины экзоцитоза пузырьков в апикальные отделы антиклинальных стенок и в вакуоли (табл. II, *1*, *стрелки*, *двойные стрелки*). Оказавшийся снаружи от плазмалеммы секрет некоторое время еще сохраняет компактную упаковку фибриллярного материала в виде глобул различной электронной плотности, подобных содержимому центральной части пузырьков. На некотором удалении от плазмалеммы в слизевом валике целостность таких образований нарушается, они приобретают расплывчатые очертания и в конце концов становятся неразличимыми с остальным материалом слизи. Содержимое пузырьков Гольджи, секретируемое в вакуоли, сразу же теряет свою компактность, распределяясь в большом количестве вакуолярного сока. В зрелых железках парциальный объем аппарата Гольджи возрастает в 10—15 раз по сравнению со стадией формирования их многоклеточной структуры (рис. 2, *в*).

Протяженность цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума по окончании клеточных делений в головке железки увеличивается в 3 раза, дальнейшее увеличение общей длины ретикулярных профилей, хотя и незначительное, происходит на промежуточной стадии специализации (рис. 2, *г*). Тогда же наряду с длинными одиночными цистернами в цитоплазме появляются группы из 2—3 параллельных цистерн. Скопления цистерн эндоплазматического ретикулума почти не встречаются в железках, закончивших процесс специализации. В ходе созревания обнаруживаются контакты ретикулярных цистерн с плазмалеммой. Отмечаются трубочки агранулярного эндоплазматического ретикулума, доля которых постепенно нарастает, и в зрелых железках они образуют густую сеть, пронизывающую всю гиалоплазму. Срезы трубочек агранулярного ретикулума можно отличить от мелких пузырьков Гольджи, поскольку содержимое ретикулярных элементов, как правило, светлое.

Лейкопласты секреторных клеток имеют гомогенную строму, в которой обнаруживаются одиночные тилакоиды. Плотность стромы заметно увеличивается, и в зрелых железках она становится наибольшей. По этой причине в ней с трудом удается выявить пластоглобулы. Форма пластид в процессе созревания железок меняется от овальной до сильно удлиненной и неправильной, нередко с чашевидными инвагинациями. Еще во время клеточных делений гранулярный эндоплазматический ретикулум начинает образовывать футляры вокруг лейкопластов, при этом ретикулярная мембрана, смежная с пластидной оболочкой, теряет рибосомы. В железках листьев, вышедших из почки, эти футляры становятся сплошными (табл. II, *1*).

По мере созревания железок обнаруживается изменение в структуре митохондрий. Так, при формировании многоклеточной головки в секреторных клетках начинают увеличиваться длина крист и густота их распределения на поперечных срезах органелл, в процессе последующей специализации значительно уплотняется митохондриальный матрикс, а кристы расширяются (табл. I, *1*; II, *1*) и часто располагаются параллельно друг другу.

Во время клеточных делений в глубине гиалоплазмы и по соседству с плазмалеммой в клетках головки удается обнаружить одиночные и собранные в группы микротрубочки. В зрелых железках их число заметно сокращается, появляются пероксисомы неправильной формы.

В барьерной клетке вскоре после ее образования начинается инфильтрация латеральных стенок кутином, направленная от поверхности к плазмалемме. Кутинизация препятствует растяжению оболочки и создает предпосылки для ее утолщения в этих местах. Латеральные стенки, кутинизированные на всю их толщину, иначе называемые пояском Каспари, представляют собой надежное препятствие для транспорта веществ по апопласту из барьерной клетки в секреторные. Толщина пояска в зрелой железке составляет около 0.80 мкм, что в 4 раза превышает толщину верхней и нижней периклинальной стенок барьерной клетки.

Сформированный поясок Каспари неоднороден по структуре. Наружный его слой (0.12 мкм) не имеет разрывов и представляет собой такую же кутикулу, какая покрывает поверхность секреторных клеток головки, образуя с ней непрерывную связь. Внутренняя часть кутикулы пронизана дендритами, ориентированными перпендикулярно к поверхности. Самым широким (0.5 мкм) является средний слой кутинизированной клеточной оболочки. В нем дендритоподобные структуры располагаются преимущественно в продольном направлении, параллельно плазмалемме. В местах сочленения латеральных стенок с верхней и нижней периклинальными густота дендритов возрастает, образуя скопления разнообразно ориентированных нитей. Иногда в наиболее удаленных от плазмалеммы участках удается обнаружить тонкие слои материала клеточной оболочки. На границе пояска Каспари с оболочками соседних клеток откладываются гомогенные кутиновые глобулы. Внутренний слой пояска имеет неравномерную ширину (в среднем 0.16 мкм), причем дендриты в нем обращены к среднему слою. По внешнему виду он напоминает обычную кутикулу. С внутренним слоем плотно слипается плазмалемма. У верхней и нижней периклинальных стенок она извилистая, иногда здесь может образовываться периплазматическое пространство.

Формирование пояска Каспари сопровождается заметным возрастанием количества профилей эндоплазматического ретикулума в барьерной клетке по сравнению с клетками-предшественницами секреторных, увеличением активности аппарата Гольджи, а также появлением относительно большого числа пластид.

Дифференциация барьерной клетки заканчивается очень быстро, еще во время клеточных делений в головке железки. В зрелых железках барьерная клетка довольно сильно вакуолизируется. В вакуолях иногда выявляется рыхлая сеть фибрилл. Плотность распределения свободных рибосом становится заметно ниже, чем в секреторных клетках (немногим более 150 на 1 мкм$^2$). Ядро имеет лопастную форму, содержит одно ядрышко и крупный белковый кристалл. После образования пояска Каспари доля гранулярного эндоплазматического ретикулума уменьшается, теперь ретикулум может быть представлен в основном агранулярными элементами. Парциальный объем аппарата Гольджи падает, он составляет примерно в 30 раз меньшую величину, чем в секреторных клетках. Митохондрии барьерных клеток меньшего размера, их форма не так разнообразна. В то же время во многих железках внутренняя мембранная система хондриома этих клеток развита достаточно сильно: длинные раздутые пластинчатого типа кристы занимают значительный объем поперечного среза митохондрий. В других железках митохондриальные кристы совсем не раздуваются. Пластиды — овальные лейкопласты с плотным матриксом и мелкими осмиофильными глобулами — не имеют ретикулярных футляров. Размер их такой же, как у митохондрий, или несколько меньший. В гиалоплазме часто встречаются небольшие липидные капли, мультивезикулярные тельца, а также пероксисомы.

В клетке-ножке и базальной клетке развивающихся железок структурные преобразования сходны с таковыми в дифференцирующихся основных клетках эпидермы. Клетка-ножка характеризуется утолщенными по сравнению с другими клетками железки латеральными стенками. Кутинизация одноименных стенок барьерной клетки распространяется частично и на верхние отделы латеральных стенок клетки-ножки.

Основной объем цитоплазмы клетки-ножки и базальной клетки занимает центральная вакуоль. В ней иногда видны мембранные включения типа миелиновых сферулитов, что является маркером автолитического процесса. Ядро имеет светлую нуклеоплазму, в которой обычно обнаруживается крупный белковый кристалл. В пристенном слое цитоплазмы встречается минимальное количество органелл. Среди них наиболее распространенной структурой является эндоплазматический ретикулум преимущественно агранулярного типа, образующий переплетенную сеть трубочек. В гиалоплазме, более светлой, чем в других клетках железки, редко обнаруживаются диктиосомы и пузырьки Гольджи. Митохондрии заметно отличаются от митохондрий, описанных выше для секреторных и барьерной клеток. Они округлой или овальной формы, со светлым матриксом и короткими редкими кристами. Вокруг лейкопластов не образуются ретикулярные футляры. Свободные рибосомы малочисленны (50 на 1 мкм$^2$).

Между клетками, входящими в состав слизевых железок, существует симпластическая связь. Число плазмодесм, обнаруженных в каждой периклинальной стенке, превышает их число в антиклинальных стенках между соседними секреторными клетками.

### Ультраструктура железок в период активного функционирования

Изучение особенностей строения всех типов клеток слизевых железок до стимуляции, а также через несколько часов и суток после искусственной подкормки позволило установить характер изменения ультраструктуры в зависимости от стимуляции и динамику секреторного процесса во времени.

Через 4 ч после подкормки в кутикулярных разрывах секреторных клеток присутствуют такие же гранулярно-фибриллярные включения, как и перед стимуляцией, в то же время на поверхности кутикулы осадок обнаруживается в значительно меньшем количестве, чем в нестимулированных железках. Концентрация содержимого слизистого слоя не снижается. Структура ядра и ядрышка остается прежней. Аппарат Гольджи, наиболее часто встречающаяся органелла цитоплазмы, продолжает функционировать очень активно. От диктиосом отделяются крупные пузырьки с фибриллярным секретом, иногда целиком отчленяется и наружная цистерна. Наблюдаются картины экзоцитоза пузырьков Гольджи в вакуоли. Содержимое вакуолей остается фибриллярным. В некоторых клетках цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума вновь собираются в группы по 3—4, отдельные профили располагаются рядом с плазмалеммой. Митохондрии сохраняют конденсированный внешний вид. В гиалоплазме плотность распределения свободных рибосом не изменяется. Обычными становятся крупные очаги локального автолиза.

В ультраструктуре барьерной клетки, клетки-ножки и базальной клетки после стимуляции не обнаруживается каких-либо существенных изменений.

Через 1 сут после подкормки активность аппарата Гольджи в секреторных клетках по-прежнему остается высокой. Цистерны диктиосом узкие, завернуты в сторону секреторного полюса. Они отчленяют пузырьки двух типов: мелкие окаймленные и крупные без окаймления, с концентрированным содержимым. Сами цистерны диктиосом также характеризуются высокой электронной плотностью. Во многих клетках встречаются картины экзоцитоза пузырьков Гольджи в вакуоли и слизистый слой.

Какие-либо значительные изменения ультраструктуры секреторных клеток не выявляются и через 2 сут после стимуляции. Гиалоплазма в этих клетках довольно плотная, частота распределения свободных рибосом остается приблизительно постоянной. В ядрах обнаруживается белковый кристалл, как и в нестимулированных железках. Многочисленные пузырьки Гольджи все также характерны для цитоплазмы. Цистерны и трубочки эндоплазматического ретикулума нередко контактируют с плазмалеммой. В слизевых валиках по-прежнему наблюдаются обильные отложения секрета. На наружной поверхности кутикулы объем выделенной слизи вновь увеличивается. Интенсивность локального автолиза цитоплазмы остается на том же уровне, какой отмечается для нестимулированных железок. Митохондрии характеризуются менее плотным матриксом и слегка укороченными кристами.

Через 5 сут только в некоторых клетках удается обнаружить скопления цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, основной же формой, в которой представлены ретикулярные элементы, как и ранее, остается агранулярная. Наблюдается снижение активности аппарата Гольджи, что выражается в уменьшении числа и размеров отчленяемых от диктиосом пузырьков (табл. II, *2*) и просветлении содержимого цистерн. Уменьшается осмиофилия пластидной стромы, в результате лучше становятся видны пластоглобулы. Число свободных рибосом падает до 240 в 1 мкм$^2$.

## Обсуждение

Основная роль слизевых железок *Pinguicula vulgaris* состоит в секреции липкой слизи, которая выделяется на поверхность головок и привлекает насекомых своим блеском. Сравнение ультраструктурной организации всех типов клеток слизевых железок в ходе онтогенеза показывает, что синтез и секреция ловчей слизи осуществляются секреторными клетками. Наибольшей сложности тонкой структуры эти клетки достигают на промежуточной стации специализации железок, сразу после выхода листа из ростовой почки. В это время в них отмечаются чрезвычайно высокая активность аппарата Гольджи, развитый гранулярный и особенно агранулярный эндоплазматический ретикулум, многочисленные лейкопласты, окруженные ретикулярными футлярами, митохондрии конденсированного типа, а также достаточно большое число свободных рибосом. В остальных клетках железок, эпидермы и мезофилла степень развития перечисленных органелл значительно ниже.

Наиболее характерной чертой секреторных клеток слизевых железок *P. vulgaris* в период активной секреции по сравнению с другими типами железок, например с пищеварительными железками этих же листьев (Васильев, Муравник, 1986), является гипертрофированная функция аппарата Гольджи, что было показано E. Schnepf еще в 1960 г. для *Pinguicula bakeriana*. Аппарат Гольджи становится преобладающим компонентом цитоплазмы секреторных клеток. Если стадия формирования многоклеточной структуры головки, по нашим данным, характеризуется приблизительно постоянным и небольшим парциальным объемом аппарата Гольджи, то к началу специализации этот показатель возрастает в 5 раз, а в зрелых железках — в 10 раз. Число диктиосом на срез клетки заметно увеличивается, бóльшим становится и число цистерн в диктиосоме. Пузырьки Гольджи с фибриллярным содержимым (слизью) наводняют цитоплазму.

Состояние гиперфункции аппарата Гольджи отмечено во время секреции ловчей слизи железками и других насекомоядных растений — *Drosophyllum* (Schnepf, 1961a), *Drosera* (Dexheimer, 1972; Outenreath, Dauwalder, 1982), *Utricularia* (Vintéjoux, 1973). Оно характерно также для слизеобразующих железок ненасекомоядных видов (см. обзоры: Васильев, 1977; Fahn, 1979, и др.).

Диктиосомы у *P. vulgaris* приобретают специфический облик: все их цистерны заворачиваются в сторону секреторного полюса, что может сопровождаться преобразованием периферической цистерны в везикулу с последующим отчленением ее от диктиосомы. Сворачивание цистерн диктиосом в фазе активной секреции у слизевых железок *Mimulus tilingii* отмечают Schnepf и Busch (1976), а отпочковывание целой диктиосомной цистерны может происходить в секретирующих слизь клетках корневого чехлика (Данилова, 1974; Morré, Mollenhauer, 1974). У *Drosera* интенсивность секреции слизи в зрелых железках снижается, параллельно с этим уменьшается и активность аппарата Гольджи. Для таких железок с более низким уровнем секреторной активности также было описано заворачивание диктиосомных цистерн (Outenreath, Dauwalder, 1982).

При переходе к секреции в секреторных клетках слизевых железок увеличивается также доля эндоплазматического ретикулума, однако в значительно меньшей степени, чем в пищеварительных железках на аналогичной стадии (Васильев, Муравник, 1986), и главным образом за счет агранулярных элементов. Цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума тоже встречаются, но почти не образуют участков эргастоплазмы. Можно предположить, что синтез того небольшого количества гидролитических ферментов, которое обнаруживается в ловчей слизи головок железок (Heslop-Harrison, 1975), так же как и в пищеварительных железках (Васильев, Муравник, 1986), происходит на рибосомах гранулярных цистерн.

В секреторных клетках слизевых железок хорошо развит пластидный аппарат, лейкопласты имеют ретикулярные футляры, как и в пищеварительных железках (Schnepf, 1961a). Комплекс лейкопласты—эндоплазматический ретикулум совершенно отсутствует в остальных клетках железок и других тканях листа. Образование ретикулярных футляров вокруг пластид — распространенное явление в секреторных тканях (Васильев, 1977; Heinrich, 1979; Bosabalidis, Tsekos, 1982, и др.). По мнению Brangeon с соавторами (1983), наблюдавшими в клетках семядолей *Raphanus sativus* амебоидную форму пластид, окруженных ретикулярными цистернами, такой эвагинирующий характер пластидной поверхности соответствует формированию транспортной системы между двумя указанными компартиментами.

Можно ожидать, что ловчая слизь содержит некоторое количество пахучих веществ, привлекающих насекомых. В пользу такого предположения свидетельствуют как присутствие лейкопластов разнообразной формы с ретикулярными футлярами, так и высокая концентрация агранулярного эндоплазматического ретикулума. Именно с этими органеллами обычно связывают синтез липофильных соединений типа летучих масел (Васильев, 1977; Dell, McComb, 1977; Heinrich, 1979). В слизистом слое в непосредственной близости к плазмалемме часто удается обнаружить скопления мелких включений, природа которых пока не установлена. Возможно, они и представляют собой следы аттрактантов.

Следует отметить, что плотность распределения свободных рибосом в секреторных клетках как во время специализации, так и в зрелых слизевых железках несколько ниже, чем в пищеварительных (Васильев, Муравник, 1986), но в то же время она значительно выше, чем в других клетках железок, клетках эпидермы и мезофилла. Возможно, что одной из функций свободных рибосом слизевых железок *P. vulgaris* является синтез слизеобразующих ферментов, а также белков, участвующих во внутриклеточном транспорте слизи.

В отличие от пищеварительных железок *P. vulgaris*, в секреторных клетках которых ядрышко претерпевает полную сегрегацию гранулярного и фибриллярного компонентов на стадии, когда синтез и секреция гидролитических ферментов практически завершены (Васильев, Муравник, 1986), в слизевых железках этого же растения наблюдается лишь частичное разделение ядрышковых компонентов. Поскольку, по мнению ряда авторов (Franke et al., 1973; Fernández-Gómez et al., 1973; Goessens, 1984), сегрегация гранулярного и фибриллярного компонентов является результатом ингибирования синтеза рРНК, активный облик ядрышка в секреторных клетках слизевых железок, вероятно, можно объяснить непрерывно происходящим в них синтезом полисахаридов слизи, для которого необходимо постоянное пополнение ферментов, участвующих в этом процессе.

Строение митохондрий секреторных клеток зрелых слизевых железок с длинными расширенными кристами и плотным матриксом свидетельствует о высокой активности хондриома. Вероятно, такая структура митохондрий обусловлена энергетическим обеспечением синтеза и транспорта ловчей слизи.

В слизевых железках *P. vulgaris* отложения слизи, имеющие вид парных валиков в апикальных отделах антиклинальных стенок, значительно уступают по объему слизистому слою пищеварительных железок (Васильев, Муравник, 1986). Величина слизистых валиков заметно меняется по мере созревания железок: если к началу специализации она увеличивается и достигает максимума на промежуточной стадии, то в зрелых железках вновь становится небольшой, при этом обильные отложения слизи обнаруживаются в виде крупных капель на головках железок. Таким образом, слизевые валики являются местом временного хранения секрета, откуда он выводится на наружную поверхность через разрывы в кутикуле.

Секреция аморфных полисахаридов слизи в слизевые валики осуществляется путем экзоцитоза крупных пузырьков Гольджи, на что указывают их близкое расположение к плазмалемме, картины слияния пузырьковой мембраны с цитоплазматической, а также присутствие в слизистых отложениях вблизи цитоплазмы плотно упакованных безмембранных включений, идентичных с содержимым секреторных пузырьков.

Поступление в ловчую слизь гидролитических ферментов может происходить различными путями: в результате экзоцитоза вакуолярного содержимого в слизистый слой, посредством слияния с плазмалеммой окаймленных пузырьков Гольджи, в процессе временных анастомозов ретикулярных элементов с цитоплазматической мембраной. Подробное обсуждение всех возможных механизмов секреции ферментов приводится в одной из наших предыдущих работ (Васильев, Муравник, 1986), касающейся синтеза и секреции гидролаз пищеварительными железками.

В слизевых железках *P. vulgaris* наблюдается выведение слизи крупными пузырьками Гольджи не только за плазмалемму, но и в вакуоли самих секреторных клеток. Картины такого процесса можно видеть как в специализирующихся, так и в зрелых железках. Предположение о том, что секреция слизи пузырьками Гольджи может происходить в вакуоли, было высказано ранее А. Е. Васильевым и М. А. Плиско (1971), изучавшими слизевые клетки интегументальной паренхимы семязачатка *Calendula officinalis.* H. Mollenhauer и J. Hanson (1976) также считают, что активность аппарата Гольджи в клетках корня кукурузы направлена скорее на аккумуляцию или синтез вакуолярного материала, чем материала клеточной стенки.

В районе срединной пластинки вдоль антиклинальных стенок секреторных клеток обнаруживаются небольшие участки, в которых полностью отсутствует структурированный материал клеточной оболочки. Это может объясняться гидролизом веществ срединной пластинки ферментами, поступающими из слизистого слоя. Наличие таких полостей, по-видимому, должно способствовать облегченному транспорту слизи из мест ее накопления на поверхность головок железок. Образование просветов в оболочке наблюдается также в клетках отделительного слоя перед опадением листьев (Sexton et al., 1977).

Структура пояска Каспари в барьерных клетках слизевых железок *P. vulgaris* аналогична описанной ранее для пищеварительных железок (Муравник, Васильев, 1983). В период формирования пояска основными органеллами цитоплазмы являются элементы агранулярного и гранулярного эндоплазматического ретикулума, аппарат Гольджи и лейкопласты. Если функцией аппарата Гольджи можно считать его участие в синтезе и транспорте аморфных полисахаридов клеточной оболочки, то агранулярному ретикулуму и лейкопластам, видимо, следует приписать роль органелл, ответственных за образование и передвижение веществ кутиновой природы. Участие агранулярного ретикулума и пластид предполагается также в образовании пояска Каспари эндодермы корня (Данилова, 1974).

Анализ ультраструктуры клеток слизевых железок в процессе их развития и после искусственной подкормки показал, что синтез и секреция ловчей слизи начинаются во время специализации железок, когда лист выходит из ростовой почки, поддерживаются на постоянно высоком уровне в течение почти всего периода их жизнедеятельности и снижаются только в стареющих листьях.

Слизевые железки, находящиеся обычно над уровнем пищеварительной жидкости, обволакивающей насекомое, не принимают непосредственного участия в поглощении продуктов переваривания. К такому заключению мы пришли на основании анализа строения барьерной клетки, в которой между латеральными и верхней периклинальной стенками не образуется периплазматическое пространство, обнаруживаемое в стимулированных пищеварительных железках (Муравник, 1988).

Автор благодарит А. Е. Васильева за руководство работой и ценные замечания при ее обсуждении.

## ЛИТЕРАТУРА

*Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Васильев А. Е., Муравник Л. Е.* Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с секрецией. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 8, с. 1050—1059. — *Васильев А. Е., Плиско М. А.* Электронно-микроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семязачатка у *Calendula officinalis* L. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 3, с. 355—366. — *Данилова М. Ф.* Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974. 206 с. — *Муравник Л. Е.* Ультраструктура пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с их функцией. — Бот. журн., 1988, т. 73, № 1, с. 24—33. — *Муравник Л. Е., Васильев А. Е.* Ультраструктура пищеварительных железок листа *Pinguicula vulgaris* L. в процессе их формирования. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Донецк, 1983, с. 245—246. — *Bosabalidis A., Tsekos I.* Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. — Planta, 1982, vol. 156, N 6, p. 496—504. — *Brangeon J., Balangé A. P., Forchioni A.* Structural modifications and δ-aminolevulinate dehydratase synthesis/transport in cotyledons of far-red irradiated radish. — Physiol. plant., 1983, vol. 58, N 3, p. 249—256. — *Dell B., McComb A. J.* Glandular hair formation and resin secretion in *Eremophila fraseri* F. Meull (*Myoporaceae*). — Protoplasma, 1977, vol. 92, N 1—2, p. 71—86. — *Dexheimer J.* Quelques aspects ultrastructuraux de la sécrétion de mucilage par les glandes digestives de *Drosera rotundifolia* L. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1972, t. 275D, N 18, p. 1983—1986. — *Fahn A.* Secretory tissues in plants. London etc., 1979. 302 p. — *Fernández-Gómez M. E., Risueno M. C., Giménéz-Martin G.* Effect of cycloheximide on plant cell nucleoli. — Arch. biol. (Belg.), 1973, vol. 84, N 3, p. 417—424. — *Franke W. W., Trendelberg M. F., Scheer U.* Natural segregation of nucleolar components in the course of a plant cell differentiation. — Planta, 1973, vol. 110, N 2, p. 159—164. — *Goessens G.* Nucleolar structure. — Intern. Rev. of Cytology, 1984, vol. 87, p. 107—158. — *Heinrich G.* Zur Cytologie und Physiologie ätherische Öle erzeugender pflanzlicher Drüsenzellen. — In: Vorkommen und Anal. ätherisch. Öle. Stuttgart, 1979, S. 41—57. — *Heslop-Harrison Y.* Enzyme release in carnivorous plants. — In: Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam: North Holland Publish. Co., 1975, vol. 4, p. 525—578. — *Heslop-Harrison Y.* Enzyme secretion and digest uptake in carnivorous plants. — In: Perspectives in experimental biology. Oxford; New York: Pergamon Press, 1976, vol. 2, p. 463—476. — *Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J.* Chloride ion movement and enzyme secretion from the digestive glands of *Pinguicula*. — An. Bot., 1980, vol. 45, N 6, p. 729—731. — *Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J.* The digestive glands of *Pinguicula*: structure and cytochemistry. — An. Bot., 1981, vol. 47, N 3, p. 293—319. — *Heslop-Harrison Y., Knox R. B.* A cytochemical study of the leaf-gland enzymes of insectivorous plants of the genus *Pinguicula*. — Planta, 1971, vol. 96, N 3, p. 183—211. — *Mollenhauer H. H., Hanson J. B.* Golgi apparatus secretion of vacuolar substances in maize root cells. — Proc. 34th An. Meet. Electron Microsc. Soc. Amer. Miami Beach, Fla, 1976, p. 44—45. — *Morré D. J., Mollenhauer H. H.* The endomembrane concept: a functional integration of endoplasmic reticulum and Golgi apparatus. — In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London: McGraw Hill Co., 1974, p. 84—137. — *Outenreath R., Dauwalder M.* Ultrastructural and radioautographic studies of the digestive glands of *Drosera capensis*. I. Development and mucilage secretion. — J. Ultrastr. Res., 1982, vol. 80, N 1, p. 71—88. — *Schnepf E.* Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*. — Planta, 1960, vol. 54, N 6, p. 641—674. — *Schnepf E.* Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an Insektivoren-Drüsen über die Sekretion des Fangschleimes. — Flora, 1961a, Bd 151, Hf 1, S. 73—87. — *Schnepf E.* Quantitative Zusammenhänge zwischen der Sekretion des Fangschleimes und den Golgi-Strukturen bei *Drosophyllum lusitanicum*. — Z. Naturforsch., 1961b, Bd 16b, Hf 6, S. 605—610. — *Schnepf E.* Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. 1. Über den Fangschleim der Insektivoren. — Flora, 1963a, Bd 153, Hf 1, S. 1—22. — *Schnepf E.* Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. 2. Über die Wirkung von Sauerstoffentzug und von Atmungsinhibitoren auf die Sekretion des Fangschleimes von *Drosophyllum* und auf die Feinstruktur der Drüsenzellen. — Flora, 1963b, Bd 153, Hf 1, S. 23—48. — *Schnepf E., Busch J.* Morphology and kinetics of slime secretion in glands of *Mimulus tilingii*. — Z. Pflanzenphysiol., 1976, Bd 79, Hf 1, S. 62—71. — *Sexton R., Jamison G. G. C., Allan M. H.* An ultrastructural study of abscission zone cells with special reference to the mechanism of enzyme secretion. — Protoplasma, 1977, vol. 91, N 4, p. 369—387. — *Vintéjoux C.* Aspects ultrastructuraux de la sécrétion de mucilage chez une plante aquatique carnivore: l'*Utricularia neglecta* L. (Lentibulariacées). — C. R. Acad. Sci. Paris, 1973, t. 277D, N 17, p. 1745—1748.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 IV 1988.

# SUMMARY

In slime glands, the Golgi apparatus of the secretory cells is involved in mucilage synthesis and secretion. These processes start at gland maturation and proceed during the whole period of the leaf life cycle, declining only in the senescent leaves. The transition to the active secretion stage is characterized by the appearance of a hypertrophied Golgi apparatus, a highly developed endoplasmic reticulum, numerous leucoplasts sheathed by the endoplasmic reticulum cisterna, and condensed mitochondria. Polysaccharide mucilage component is subsequently transferred into vacuoles and the slime layer of the secretory cells through Golgi vesicle exocytosis. The slime layer serves as a place for temporary secretion storage before mucilage discharge onto the gland surface through the discontinuities in the cuticle. The stimulation of glands by protein substrate doesn't exert any notable effect on the gland cell ultrastructure.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 582.842.2(—924/—925)

**В. В. Никитин**

## О ТИПИФИКАЦИИ *VIOLA MONTANA* (*VIOLACEAE*)

V. V. NIKITIN. ON TYPIFICATION OF *VIOLA MONTANA* (*VIOLACEAE*)

На основе изучения гербарных образцов *Viola montana* L., протолога этого вида и обширной литературы XVI—XX вв. показано, что К. Линней и его современники связывали это название с хорошо морфологически отличимыми растениями, описываемыми в современных флорах под названием *V. elatior*. *V. montana* auct. существенно отличается от *V. montana* L. (= *V. elatior*). Вместо названия *V. montana* auct. предлагается использовать название *V. ruppii*. Показано также, что изменение употребления названия *V. montana* произошло из-за неправомерных с точки зрения современных правил Международного кодекса ботанической номенклатуры выводов, сделанных скандинавскими авторами в начале XIX в. на основе описания *V. montana* во втором издании «Flora Suecica». Предложено восстановить линнеевское употребление названия *V. montana* и принять за его лектотип образец «*Viola*/10 *montana*» (Herb. LINN 1052.13).

Вопросам типификации линнеевских названий в последнее время уделяется большое внимание (Stearn, 1957; Toivonen, 1981; Haisler, 1982; Cannon et al., 1983; Haynes, 1986, и др.).

Предлагаемая работа посвящена типификации *Viola montana* L. 1753, Sp. Pl.: 935. Просматривая заснятые на фотопленку линнеевские образцы по роду *Viola* L., хранящиеся в Гербарии Линнеевского общества в Лондоне (LINN), мы обнаружили, что образец «*Viola*/10 *montana*» (Herb. LINN 1052.13) не соответствует употреблению названия *V. montana* авторами современных флористических обработок. На это уже указывала И. М. Васильева (1986).

Мы поставили перед собой задачу разобраться в сложившейся ситуации: попытаться понять, как применял название *V. montana* К. Линней, и выяснить, на чем основывается применение этого названия авторами современных обработок.

Отвечая на наш запрос, направленный в Британский музей в 1987 г., Dr. C. E. Jarvis сообщил нам, что, хотя вопрос о применении названия *V. montana* и обсуждался в литературе в начале века (Burnat, Briquet, 1902; Wilmott, 1916), он не уверен, проводилась ли когда-либо формальная типификация этого названия.

Образец 1052.13 (LINN) по современным флорам и определителям может быть отождествлен лишь с одним видом — *V. elatior* Fries, 1828, Nov. Fl. Suec.: 277. Свидетельства тому — признаки этого растения: его крупные размеры, прямостоячий стебель, широкие листовидные прилистники, ланцетные, усеченные или неглубокосердцевидные в основании листовые пластинки и др. (см. рисунок).

Эти же растения приводятся под названием *V. montana* во многих работах XVIII—XIX вв. (Kniphof, 1764; Allioni, 1785; Besser, 1809; Pollinius, 1822; Maximowicz, 1877; Parlatore, 1890).

В связи с вышеизложенным мы будем применять название *V. montana* L. для растений, описываемых в современных руководствах под названием *V. elatior*.

Название *V. montana* в настоящее время употребляется для растений с восходящими, одиночными или немногочисленными, неветвящимися стеблями, с овально-сердцевидными листовыми пластинками и значительно менее крупными прилистниками. Эти растения меньше и нежнее, чем *V. elatior*, и впервые были, по-видимому, описаны под названием *V. ruppii* All. 1785, Fl. Pedem. 2 : 99; 3 : tab. 26, fig. 6, и мы будем использовать это название вместо *V. montana* auct.

Учитывая, что любые изменения традиционного, устоявшегося употребления названий крайне нежелательны, мы пытались исследовать протолог, долиннеевские описания и рисунки, ссылки на которые имеются в «Species plantarum», гербарные образцы и затрагивающие этот вопрос работы авторов XVIII—XX вв. с максимально возможной тщательностью и полнотой.

Рассмотрим протолог *V. montana* L.:

Viola caulibus erectis, foliis cordatis oblongis. *montana*
10. «Viola foliis ovato-lanceolatis, caule erecto, stipulis dentatis. *Roy. lugdb.* 430. *Dalib. paris.* 269.
Viola martia arborescens purpurea. *Bauh. pin.* 199.
Viola erecta, flore caeruleo & albo. *Moris.hist.* 2. *p.* 475. *s. 5*, *t. 7*, *f. 7*.
Viola arborescens. *Cam. epit.* 911.
*Habitat in Alpibus* Lapponiae, Austriae, Baldo. ♃»

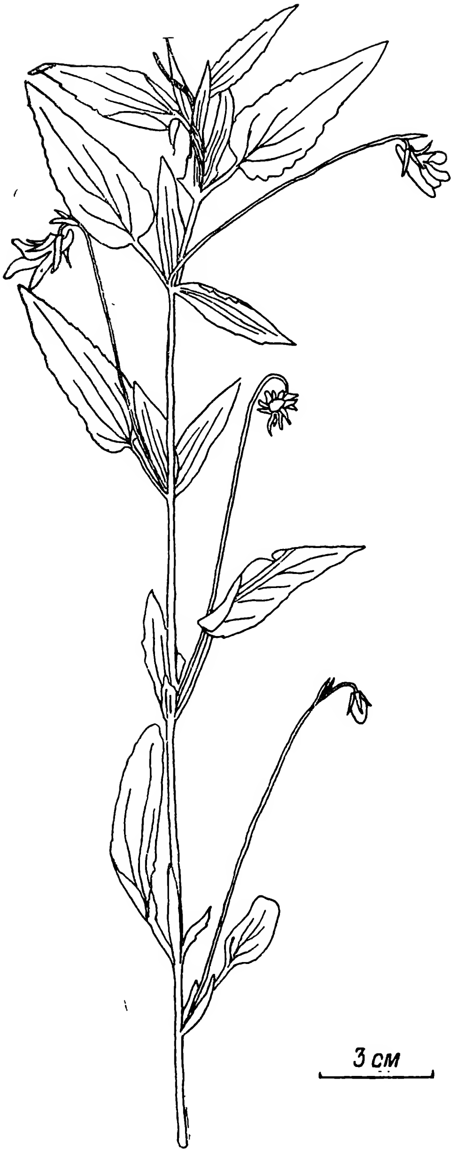
Несмотря на то что текст протолога не позволяет достоверно определить, какие растения описывал Линней — относящиеся к *V. ruppii* или к *V. montana*, — следует все же отметить большее соответствие протолога признакам последнего вида. Листовые пластинки *V. montana* нельзя назвать «cordatis», однако сочетание «cordatis oblongis» уже соответствует его морфологическим признакам. Некоторое значение имеют указание «caulibus erectis» и особенно эпитет «arborescens». *V. ruppii* довольно часто характеризуется восходящими, а не прямостоячими стеблями. Назвать же их деревянистыми в отличие от стеблей *V. montana* очень трудно. Прилистники *V. montana* обычно по краю крупнозубчатые («stipulis dentatis»), тогда как у *V. ruppii* зубцы значительно мельче, а иногда совершенно не выражены.

При описании *V. montana* Linne (1753) сослался на 5 работ своих предшественников (Matthiolus, 1586; Bauhin, 1623; Morison, 1680; Royen, 1740; Dalibard, 1749). Большинство из них ссылается на значительно ранние источники, в которых в свою очередь обычно также имеются ссылки. Из-за этого общее число работ, на которые выводят ссылки Линнея, достигает 19. Стремление максимально полно охарактеризовать взгляды долиннеевских авторов побудило нас тщательно изучить, кроме упомянутых, все остальные работы (Gesner, 1561; Pena, Lobelius, 1576; Lobelius, 1576, 1581, 1591; Dalechamps, 1587; Matthiolus, 1590; Clusius, 1601; Besler, 1613; Dodoens, 1616; Gerard, 1636; Theophrastus, 1644; Bauhinus, 1651; Boerhaave, 1727).

Полиноминальные названия, употребляющиеся в обсуждаемых работах, обычно содержат довольно подробную характеристику растения, отражающую его наиболее существенные черты. Из-за этого название становится одним из важнейших элементов в протологе долиннеевских авторов. Некоторые из этих названий уже рассматривались при обсуждении линнеевского протолога. В других, еще не упоминавшихся, также подчеркиваются важные признаки *V. montana* — ее большие размеры, «кустарникоподобный» габитус, торчащие, прямостоячие стебли.

В описаниях и на рисунках, приводящихся во многих работах, также бесспорно описывается *V. montana* L.

Шесть авторов, в том числе и Линней, ссылаются на работу P. Matthiolus «De plantis epitome utilissima» (1586). Описание *V. arborescens* хорошо соответствует признакам *V. montana*: «Crescit hec duorum cubitorum altitudine, pluri-



Образец «*Viola*/10 *montana*» из Гербария LINN.

bus ab una radice sublatis caulibus in quibus folia viole purpureae angustiora per ambitu denticulata, atque paribus intervalis distincta. . .» (op. cit., p. 911). Matthiolus приводит рисунок растения, форма листовой пластинки и общий габитус которого довольно точно соответствуют признакам *V. montana*. Прилистники изображенной фиалки, однако, недостаточно крупны для этого вида. Тем не менее то, что автор в диагнозе называет их листьями, позволяет, на наш взгляд, объяснить это несоответствие неточностью рисунка. В работе 1590 г. Matthiolus называет свою фиалку не *V. arborescens*, а *V. fruticosa*. Текст описания и рисунок существенно не отличаются от приводящихся в работе 1586 г.

Заслуживает внимания известнейшая иконография B. Besler «Hortus Eystettensis» (1613). Здесь практически в полную величину изображены 2 весьма схожих растения — *Viola erecta fl. caeruleo* и *Viola erecta fl. albo*, — которые несомненно относятся к *V. montana*. На это уже указывал A. Wilmott (1916).

J. Dalechamps (1587) приводит изображение и описание фиалки, которые точно соответствуют признакам *V. montana*. Крупные размеры этого вида своеобразно отражаются и в поэтичном видовом названии *Mater Violarum*, употребляемом этим автором.

В 1576 г. M. Lobelius впервые приводит рисунок *Viola martia surrectis cauliculis*, который неоднократно воспроизводился впоследствии (Lobelius, 1581, 1591; Dodoens, 1616; Gerard, 1636) и был своеобразным долиннеевским иконотипом этого вида. Облик изображенного на нем растения в целом весьма сходен с *V. montana*, однако чрезмерно глубоко надрезанные прилистники позволяют воспринимать изображенное растение не только как *V. montana*, но и как *V. tricolor* L. Сам Lobelius никогда не указывал для своего вида трехцветную окраску цветков (Lobelius, 1576, 1581, 1591; Pena, Lobelius, 1576). Однако воспроизводящие его рисунок R. Dodoens (1616) и J. Gerard (1636) называют свои растения *Viola assurgens tricolor*, а в описаниях указывают для них как голубую, так и трехцветную окраску цветков. Представленный в работе R. Morison (1680) рисунок *Viola erecta fl. caeruleo* & *albo* — это искаженный вариант изображения, приводящегося в работах Lobelius. Рисунок растения у Morison гораздо более, чем оригинал, похож на *V. tricolor*. В названиях *Jacea tricolor surrectis quibusdam arborea dicta* (Bauhinus, 1651), *Viola tricolor erecta* (Theophrastus, 1644) и в описаниях этих авторов также обращено внимание на трехцветную окраску цветков рассматриваемых растений.

Линней, очевидно, никогда не смешивал *V. montana* и *V. tricolor*. В «Species plantarum» (Linne, 1753) он описал трехцветную фиалку под названием *V. tricolor*, а во втором издании «Flora Suecica» (Linne, 1755) исключил из диагноза *V. montana* ссылку на Morison (1680). Отмеченные же в ряде работ признаки *V. tricolor* не имеют существенного значения для типификации *V. montana*, так как после выхода в свет «Species plantarum» *V. tricolor* никогда не смешивалась ни с *V. montana*, ни с *V. ruppii*.

Завершая обзор долиннеевской литературы, подчеркнем, что ни в одной из работ, на которые выводят ссылки из описания *V. montana*, мы не смогли обнаружить ни одного признака, позволявшего прийти к выводу, что *V. montana* в качестве части включает в себя и *V. ruppii*, как это было сделано E. Burnat и J. Briquet (1902).

Нами также был просмотрен весь материал по *V. montana*, *V. elatior* и *V. ruppii*, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Был найден один гербарный лист, этикетированный полиноминальным названием C. Bauhin — «*Viola martia arborescens purpurea* CB.». Судя по почерку, этикетка этого образца написана H. Sloane. Мы определили его как *V. montana* (=*V. elatior*). Аналогично мы определили 2 образца XVIII в. (*Viola montana* L. Fl. caeruleoflorens. 3 Aprili, Majo. Hab. in alpibus Lapponiae, Austriae, Baldo. Ex Hort. Goetting. 1760 Pott. и *Viola montana* L. In Helvetia lectam Dn. Wiegmann, dedit 1794 Pott.) и 3 образца начала XIX в. (*Viola montana*. Ex agro Mosquensi. M. Bieb.; *Viola montana persicifolia*. Cun. Hort. Hb. Cham. и *Viola montana* Bess. . . .Praga . . . Shubert. 1834). Начиная с 20-х годов XIX в. растения, определенные коллекторами как *V. montana*, как правило, соответствуют *V. ruppii*. Таким образом, проведенное нами изучение гербария показало, что изменение употребления названия *V. montana* произошло в первой четверти XIX в.

В незаслуженно забытом исследовании A. J. Wilmott (1916) указывает на несоответствие употребления современными авторами названия *Viola montana* смыслу, вкладываемому в него Линнеем, и приходит к выводу о необходимости восстановления прежнего (линнеевского) употребления этого названия. Тщательно исследовав долиннеевские образцы, хранящиеся в гербарии Sloane в Британском музее, Wilmott обнаружил там 7 образцов, соответствующих *V. montana* (=*V. elatior*), этикетированных различными полиноминальными названиями, приводящимися в работах, на которые выводят ссылки от протолога *V. montana*.

Wilmott сообщает также, что S. Vines и G. Druce (1914 : 45) определяют образец «*Viola erecta flore caeruleo & albo*» из хранящегося в Оксфордском университете гербария Morison как *V. montana* (=*V. elatior*).

В своей статье Wilmott приходит к выводу, что вместо названия *V. montana* auct. следует употреблять название *V. ruppii*, а вместо названия *V. elatior* — название *V. montana* L.

Отметим также, что Г. А. Купатадзе (Московский государственный пединститут им. В. И. Ленина) и J. Kirshner (Пражский национальный музей) считают, что образец «*Viola* / 10 *montana*» (1052. 13 Herb. LINN) идентичен *V. elatior* (личные сообщения).

Наиболее важной причиной, побудившей ботаников к началу XX в. практически полностью отказаться от первоначального употребления названия *V. montana*, явилась последняя строка линнеевского протолога, намеренно не разобранная нами выше. В «Species plantarum» Линней указал в качестве одного из местообитаний *V. montana* «alpibus Lapponiae». *V. montana* L. (=*V. elatior*) не встречается в Лапландии и не указывалась ни во «Flora lapponica» (Linne, 1737), ни в первом издании «Flora Suecica» (Linne, 1745), ни в какой-либо из работ долиннеевских авторов, упомянутых нами ранее. Не приводят ее для этого района монограф рода W. Becker (1910, 1917) и авторы современных флористических обработок (Valentine et al., 1968; Hultén, 1971; Lempiäinen, 1984).

Wilmott (1916) показал, что ошибка, допущенная Линнеем, основывается на этикетке гербарного образца, собранного его учеником D. Solander, — «*Viola montana* L. . . . Alpes Lapponiae Solander», — хранящегося в гербарии J. Banks в Британском музее. Wilmott отметил, что этот образец настолько похож на образец из Гербария LINN, что создается впечатление, что оба листа — части одного сбора. Как этот образец попал к Solander, остается только догадываться. На наш взгляд, наиболее вероятное объяснение этому — случайная ошибка, происшедшая при этикетировке данного образца.

Другая причина, вызвавшая изменение употребления названия *V. montana*, — это описание, приведенное Линнеем во втором издании «Flora Suecica», отличающееся от протолога. Хотя, согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, оно и не имеет значения для типификации уже описанного вида, отметим, что, на наш взгляд, G. Wahlenberg (1812, 1826), E. Fries (1828), а впоследствии и Burnat и Briquet (1902) неправильно интерпретировали *V. montana* L. 1755, Fl. Suec. : 305 как *V. ruppii*. V. Borbas (1892) уже отмечал, что примечание, приводящееся Линнеем (1755), ясно указывает, что последний имел в виду гибрид *V. ruppii*×*riviniana*, весьма нередкий в Лапландии.

J. Hornemann (1808), по-видимому, был первым, применившим название *V. montana* вместо *V. ruppii*. Вслед за ним тот же смысл вкладывает в это название Wahlenberg (1812, 1826), указывающий в отличие от Hornemann в качестве источника описания *V. montana* не «Species plantarum», а «Flora Suecica» (Linne, 1755). Fries (1828), объясняя действия Wahlenberg, отмечает, что во втором издании «Flora Suecica» Линней употребляет название *V. montana* в ином понимании и, по мнению Fries, более позднее, а следовательно, более правильное, толкование этого названия Линнеем «как бы там ни было, должно быть признано». Закрепив за *V. ruppii* название *V. canina* L. γ *montana* L. 1755, Fl. Suec. : 305, Fries описывает новый вид — *V. elatior*, — и тут же сам приводит в синонимике к нему *V. montana* L. Sp. pl., без ограничительного значения pro parte (!) и многие полиноминальные названия из работ, на которые выводят ссылки от протолога *V. montana* (Matthiolus, 1586; Dalechamps, 1587; Clusius, 1601; Besler, 1613; Bauhin, 1623; Bauhinus, 1651; Morison, 1680). С точки зрения современных правил ботанической номенклатуры, действия Fries представляются более чем странными и автоматически делают название *V. elatior* незаконным.

Burnat и Briquet (1902) на основе анализа линнеевских текстов (описания, синонимы, местообитания) сделали вывод о том, что под названием *V. montana* L. объединены 3 вида — *V. stricta* auct. (=*V. ruppii*), *V. stagnina* Kit. и *V. elatior* Fries. Кроме того, они сообщают, что во «Flora Suecica» Линней (1755) использует название *V. montana* лишь для *V. ruppii*, так как «цитирует прежние сомнительные (douteux) синонимы, но не дает ссылки на Morison (1680), рисунок которого хорошо соответствует *V. elatior*». Как мы уже говорили, и на рисунке, и в описании Morison четко выражены признаки *V. tricolor*, и они, пожалуй, наименее других соответствуют *V. montana*.

Wilmott (1916) уже язвил в адрес Burnat и Briquet: «Достаточно указывалось, насколько неправильно называть линнеевские синонимы сомнительными, и остается доказать, что *V. montana* L. — это агрегат». От себя добавим, что статья Burnat и Briquet (1902) не производит впечатления тщательного кропотливого исследования.

V. Borbas (1892) и Wilmott (1916) попытались впоследствии восстановить линнеевское значение названия *V. montana*, однако употребление его вместо *V. ruppii* утвердилось во всех флористических и таксономических исследованиях, появившихся в XX в.

Таким образом, проведенная работа привела нас к выводу о том, что название *V. montana* и соответствующие ему долиннеевские полиноминальные названия в XVI—XVIII вв. применялись к четко морфологически обособленному виду, не включающему в себя в качестве части *V. ruppii*.

*V. montana* L. — это крупные растения, достигающие 50—70 см выс., с прямостоячими, иногда ветвящимися стеблями, с широколанцетными, усеченными или неглубоко сердцевидными в основании листовыми пластинками и ланцетными, крупнозубчатыми прилистниками, длина которых у верхних листьев превосходит, а у нижних равна длине черешков.

Приведем синонимику *V. montana*:

*Viola montana* L. 1753, Sp. Pl. : 935; Kniphof, 1754, Herb. Vivum, 2; tab. 1188; All. 1785, Fl. Pedem. 2 : 99; Bess. 1809, Prim. Fl. Galic. 1 : 174; Pollinius, 1822, Fl. Veron. 1 : 296; Maxim. 1877, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 23 : 333; Parl. 1890, Fl. Ital. 9 : 154; Borb. 1892, in Koch, Synops. 1 : 213; A. Wilm. 1916, J. Bot. (London), 54 : 261; Черняковская, 1931, Фл. юго-востока европ. части СССР, 5 : рис. 495 на с. 737. — *V. elatior* Fries, 1828, Nov. Fl. Suec. : 277; L. Neum. et Ahlfvengren, 1901, Sver. Fl. : 277; Burn. et Briq. 1902, Annu. Cons. Jard. Genève, 6 : 143; W. Beck. 1902, Ber. Bayer. Bot. Ges. 8, 2 : 271; idem, 1910, Violae Europ. : 63; idem, 1917, Beih. Bot. Centralbl. 34, 2 : 391; idem, 1925, in Engler und Prantl, nat. Pflanzenfam. 21 (1925) : 367; Kupff. 1903, Tent. Syst. Viol. Fl. Ross. : 169; idem, 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 9 (1909) : 194; Hegi, 1925, Ill. Fl. Mitt. Eur. 5, 1 : 623; Черняковская, 1931, цит. соч : 735; Юзепчук, 1949, Фл. СССР, 15 (1949) : 389; Valentine, 1968, Fl. Europ. 2 : 275; Rothm. 1976, Excursionsflora, 4 : 197.

Лектотип: *V. montana* L. Sp. Pl. (1753): «*Viola* / 10 *montana*» (Herb. LINN 1052. 13,photo!).

Большинство авторов XIX—XX вв. употребляют название *V. montana* для растений, существенно отличающихся от *V. montana* L. *V. montana* auct. — это растения высотой 20—25 см с широкояйцевидными и глубокосердцевидными в основании листовыми пластинками. Длина мелкозубчатых или цельнокрайных прилистников этого вида (в отличие от прилистников *V. montana* L.) и у верхних листьев лишь изредка незначительно превышает длину черешка, а у средних листьев обычно равна половине его длины.

Правильное название этого вида — *V. ruppii* All.

Ниже приводится синонимика *V. ruppii*:

*Viola ruppii* All. 1785, Fl. Pedem. 2 : 99; idem, 1785, op. cit. 3 : tab. 26, fig. 6; Borb. 1892, in Koch, Synops. 1 : 207; A. Wilm. 1916, J. Bot. (London), 54 : 261. — *V. montana* auct. non L.: Hornem. 1808, Fl. Dan. 23 : tab. 1309; Wahlenb. 1812, Fl. Lapp. : 213; idem, 1825, Fl. Suec. 2 : 546; Fries, 1828, Nov. Fl. Suec. : 272; W. Beck. 1902, Ber. Bayer. Bot. Ges. 8, 2 : 249; id. 1910, Violae Europ. : 57; idem, 1917, Beih. Bot. Centralbl. 34, 2 : 387; Kupff. 1903, Tent. Syst. Viol. Fl. Ross. : 171; idem, 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 9 : 197; Hegi, 1925, Ill. Fl. Mitt. Eur. 5, 1 : 621; Черняковская, 1931, Фл. юго-востока европ. части СССР : 736; Юзепчук, 1949, Фл. СССР, 15 : 396; Valentine, 1968, Fl. Europ. 2 : 274; Rothm. 1976, Exkursionsflora, 4 : 197.

## ЛИТЕРАТУРА

*Васильева И. М.* Заметка о *Viola canina* L. и *Viola montana* L. во «Флоре СССР». — Нов. сист. высш. раст., 1986, т. 23, с. 86—89. — *Allioni C.* Flora Pedemontana. Turin: Apud Briolus, 1785. 846 p. — *Bauhin C.* Pinax theatri botanici. Basiliae: Typis Ludovici Regis, 1623. 570 p. — *Bauhinus J.* Historia Plantarum Universalis. T. 3. Ebroduni: Apud Chabrerius, 1651. 1890 p. — *Becker W.* Violae Europaeae. Dresden: Heinrich, 1901. 153 S. — *Becker W.* Violae Asiaticae et Australensis. — Beih. Bot. Centralbl. 1917, Bd 34, Abt. 2. S. 373—433. — *Besler B.* Hortus Eystettensis. Brunsvigae: Typis Dunckerianis, 1613. 376 p. — *Besser W.* Primitiae florae Galiciae Austriacae, utrisque. Pars 1. Vienae: Apud Doll, 1809. 417 p. — *Boerhaave H.* Index alter plantarum quae in Horto Academico Lugduno Batavo aluntur. Lugduni Batavorum: Apud Vander, 1727. 922 p. — *Borbas V. V.* Violarien. — In: Koch W. D. Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora. Bd 1. Leipzig: Reisland, 1892, S. 161—226. — *Burnat E.*, *Briquet J.* Note sur les *Viola canina* et *V. montana* de la Flore des Alpes Maritimes. — Annuaire

Cons. Jard. Geneve, 1902, annee 6, p. 143—153. — *Cannon J. F., Jarvis C. E., Robson N. K.* The typification of Linnaean plant names: A project of the Linnean Society of London. — Taxon, 1983, vol. 32, N 1, p. 76—78. — *Clusius C.* Rariorum plantarum historia. Antverpiae: Ex officina Palantiniana, 1601. 364 p. — *Dalechamps J.* Historia generalis plantarum. P. 1. Lugduni: Apud Rovillium, 1587. 2008 p. — *Dalibard T.* Florae Parisiensis Prodromus. Paris: Durand et Pissor, 1749. 403 p. — *Dodoens R.* Stirpium historiae. Prempt. 2, lib. 1. Antverpiae: Ex officina Palantiana, 1616. 954 p. — *Fries E.* Novitae florae Suecicae. Londini Gothorum: Ex officina Berlingiana,1828. 306 p. — *Gerard J.* The Herbal or general history of plantes. London: Norton, 1636. 1484 p. — *Gesner K.* De hortis Germaniae liber. — In: V. Cordius Annatationes in Pedacij Dioscoridis. . . Argentinae: Apud Rehehelius, 1561, p. 237—301. — *Haisler I.* Lectotypifizierung der Arten *Viola hirta* L. und *Viola odorata* L. — Mit. Bot. Staatssamm. München, 1982, Bd 18, S. 289—296. — *Haynes R. R.* Typification of Linnean species of *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*). — Taxon, 1986, vol. 35, N 3, p. 563—573. — *Hornemann J.* Icones Plantarum Florae Danicae. Fasc. 23. Hauniae: Typis Schultii, 1808. 206 p. — *Hultén E.* Atlas of the distribution of vascular plants in northwestern Europe. Stokholm: Generalstabens litografiska Anstalts Förlag, 1971. 531 p. — *Kniphof J.* Botanica in originale seu Herbarium Vivum. Halae Magdeburgicae: Typographi Halensis, 1764. — *Linne C.* Flora Lapponica. Amstelaedami: Apud Salomonem Schouten, 1737. 412 p. — *Linne C.* Flora Suecica. Holmiae: Typis Salvi, 1745. 392 p. — *Linne C.* Species plantarum. T. 2. Holmiae: Typis Salvi, 1753, 561—1200 p. — *Linne C.* Flora Suecica. Stockholmiae: Typis Salvi, 1755. 496 p. — *Lempiäinen T.* *Violaceae* — orvokkikasvit. — In: Retkelykasvio. Helsinki: Suomen Luonnonsuojelum Tuki Oy, 1984, lk. 126—130. — *Lobelius M.* Plantarum seu stirpium historia. Antverpiae: Ex officina Palantina, 1576. 324 p. — *Lobelius M.* Kruydtbeck oft Beschrÿvinghe. . . Antverpen: Ex officina Palantina, 1581. 1325 S. — *Lobelius M.* Icones stirpium seu plantarum. Antverpiae: Apud Moretum, 1591. 342 p. — *Matthiolus P. A.* De plantis epitome utilissima. Francofurti ad Moenum: Cum gratia et privilegia S. Caesare Maiestatis, 1586. 1001 p. — *Matthiolus P. A.* Kreutterbuch dess. . . Frankfurt am Main: Feirabendt, 1590. 1747 S. — *Maximowicz C. I.* *Viola* L. — In: Synopsis specierum Asiae orientalis. — Bul. Acad. Sci. Pétersb., 1877, t. 23, p. 310—340. — *Morison R.* Plantarum historiae universalis Oxoniensis. Londini: Apud et Vaillant, 1680. 750 p. — *Parlatore F.* Flora Italiana. Vol. 9. Firenze: Tip. le Monnier, 1890. 1085 p. — *Pena P., Lobelius M.* Nova stirpium adversaria. . . Antverpiae: Ex officina Palantini, 1576. 671 p. — *Pollinius C.* Flora Veronensis. T. I. Veronae: Typ. et expensis societatis typograficae, 1822. 540 p. — *Royen A.* Florae Leydensis Prodromus. Lugduni Batavorum: Academiae Typographum, 1740. 538 p. — *Stearn W.* An introduction to the Species plantarum and cognatae botanical works of Carolus Linnaeus. — In: Linnaeus C. Species plantarum. A facsimile of the first edition. 1753. Vol. 1. London: By Adlard and son, 1957, p. 1—176. — *Theophrastus Eresios.* De historia plantarum libri decem. Lib. 6. Amstelodami: Apud Henricum Laurentium, 1644. 1187 p. — *Toivonen H.* Notes on the nomenclature and taxonomy of *Carex canescens* (*Cyperaceae*). — An. Bot. Fen. 1981, vol. 18, N 2, p. 91—98. — *Valentine D., Merxmüller H., Schmidt A.* *Viola* L. — In: Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge. Univ. Press, 1968. 270—282 p. — *Vines S. H., Druce G. C.* Account Morisonian herbarium. Oxford, 1914. — *Wahlenberg G.* Flora lapponica. . . Berolini: In taberna libr. Scholae realis, 1812. 616 p. — *Wahlenberg G.* Flora Suecica. Pt 2. Upsaliae: Palmblad, 1826, p. 429—1117. — *Wilmott A. J.* What is *Viola montana* L.? — J. Bot. (London), vol. 54, 1916, p. 257—262.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 IV 1988.

---

УДК 576.312.37 : 582.948.2 (98)

Бот. журн., т. 73, № 11

## П. Г. Жукова

# О КАРИОТИПЕ АРКТИЧЕСКОЙ РАСЫ *ERITRICHIUM SERICEUM* (*BORAGINACEAE*)

## P. G. ZHUKOVA. ON KARYOTYPE OF THE ARCTIC RACE OF *ERITRICHIUM SERICEUM* (*BORAGINACEAE*)

Приводится описание бимодального кариотипа арктической расы *Eritrichium sericeum* и высказывается предположение о ее гибридной природе.

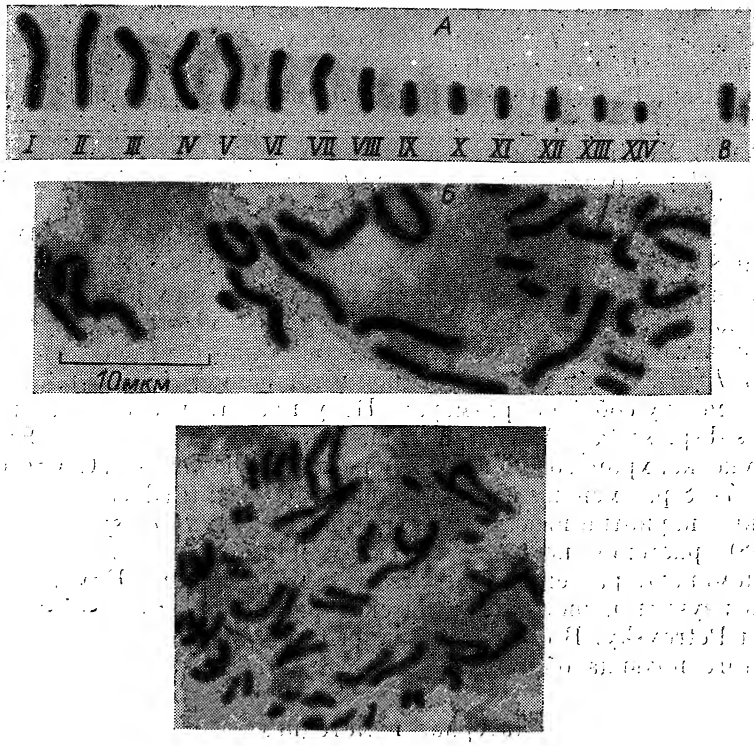
Род *Eritrichium* Schrad. (*Boraginaceae*), насчитывающий свыше 50 видов, из которых большая часть встречается в СССР (Попов, 1953), в кариологическом отношении мало изучен. До недавнего времени были известны лишь данные о числах хромосом у двух видов из секции *Colobota* A. DC. — *E. kamtschaticum* Kom., 2n=24; *E. splendens* Kearney, 2n=36, — и одного вида из секции *Eritrichium*: *E. nanum* (All.) Schrad., 2n=46 (Соколовская, 1963; Favarger, 1965; Johnson, Packer, 1968). Несколько позже эти сведения пополнились за счет изучения арктических и высокогорных представителей данного рода на севере Азии. Установлены числа хромосом у трех видов из секции *Eritrichium* — *E. aretioides* (Cham.) DC., 2n=48; *E. tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky, 2n=20; *E. villosum* (Ledeb.) Bunge, 2n=24, — и двух видов из секции *Colobota*: *E. sajanense* (Malysch.) Sipl., 2n=24; *E. sericeum* (Lehm.) DC., 2n=36 (Жукова, 1968, 1969; Жукова, Петровский, 1971, 1980; Жукова, Тихонова, 1973; Крогулевич, 1978). Изучение кариотипов у четырех исследованных нами видов проводилось на микротомных препаратах и ограничивалось первоначально подсчетом числа хромосом. Тогда же было отмечено, что хромосомы видов секции *Eritrichium* в пределах одной и той же метафазной пластинки мало различаются между собой по размерам. Но у представителей секции *Colobota* (*E. sericeum* subsp. *sericeum*), распространенных на северо-востоке Якутии и на Западной Чукотке, хромосомы оказались различной величины. Самая маленькая примерно в 7—8 раз меньше самой большой хромосомы (Жукова, Петровский, 1987). Сходный кариотип известен у американского вида *E. splendens* (Johnson, Packer, 1968), растения которого по своим морфологическим признакам несколько напоминают растения *E. sericeum* subsp. *sericeum*. Нам представилась возможность изучить кариотип арктической расы *E. sericeum* subsp. *arctisibiricum* Jurtz. et Petrovsky. В отличие от типовой расы (subsp. *sericeum*), имеющей 2n=36, у этого подвида обнаружено 2n=28+1B.

## Материал и методика

Изучение кариотипа *E. sericeum* subsp. *arctisibiricum* проводили на давленых препаратах кончиков корней молодых проростков. Образцы растений с вызревшими семенами были собраны Н. А. Секретаревой в различных пунктах о. Врангеля. Семена при комнатной температуре прорастали обычно на 7—10-й день после посева. Корни длиной 0.6—0.8 см обрабатывали 0.002 молярным водным раствором 8-гидрооксихинолина в течение 1.5—2 ч и фиксировали ацеталкоголем (1 : 3). Затем окрашивали по Фёльгену с предварительным гидролизом в 50%-й соляной кислоте в течение 20 мин при комнатной температуре. После этого корешки раздавливали на предметном стекле в 45%-й уксусной кислоте. Измерения хромосом проводили на микрофотографиях 10 метафазных пластинок. При морфологической классификации хромосом терминология откорректирована в соответствии с предположениями, сделанными Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982). Определяли длину короткого плеча ($S$), длинного плеча ($L$), общую длину ($S+L$) хромосомы (в мкм) и вычисляли центромерный индекс $I^c=S/(S+L)$ (в %), по которому определяли морфологический тип хромосом (см. рисунок, таблицу).

## Результаты исследования

Хромосомный набор *E. sericeum* subsp. *arctisibiricum* представлен семью парами (I—VII) метацентрических, четырьмя парами (VIII, XI, XIII, XIV) субметацентрических, тремя парами (IX, X, XII) субакроцентрических хромосом и одной субметацентрической B-хромосомой. Первые 3 пары (I—III) самые крупные, одинаковые по размеру (см. таблицу). Следующие 2 пары (IV, V) несколько мельче, но обе пары также равновелики. Пары VI и VII по размерам близки между собой и входят в группу самых крупных хромосом кариотипа. Следующие семь пар (VIII—XIV) составляют мелкие хромосомы. Самая маленькая — XIV — пара почти в 7 раз меньше любой из первых трех пар. Пара



Хромосомы *Eritrichium sericeum* subsp. *arctisibiricum* (*I—XIV*, *B*).

*А* — гаплоидный хромосомный набор; *Б* — микрофотография диплоидной метафазной пластинки (стрелкой показана В-хромосома); *В* — микрофотография тетраплоидной метафазной пластинки с попарным расположением гомологичных хромосом (стрелкой показаны В-хромосомы).

XII — спутничная. Спутник маленький, булавовидный, находится на коротком плече субакроцентрической хромосомы. В-хромосома хорошо идентифицируется на метафазной пластинке и довольно крупная. Ее длина (2.8 мкм) равна длине самой большой из группы мелких хромосом.

Параметры (в мкм) кариотипа гаплоидного набора *Eritrichium sericeum* subsp. *arctisibiricum*

| Хромосомы | $S$ | $L$ | $S+L$ | $I^c = S/(S+L)$ |
|---|---|---|---|---|
| I | 3.3 | 4.3 | 7.6 | 43.4 |
| II | 3.3 | 4.3 | 7.6 | 43.4 |
| III | 3.3 | 4.3 | 7.6 | 43.4 |
| IV | 2.8 | 3.5 | 6.3 | 44.4 |
| V | 2.8 | 3.5 | 6.3 | 44.4 |
| VI | 2.3 | 3.1 | 5.6 | 41.0 |
| VII | 1.8 | 2.6 | 4.4 | 40.9 |
| VIII | 0.9 | 2.0 | 2.9 | 31.0 |
| IX | 0.6 | 1.8 | 2.4 | 24.9 |
| X | 0.6 | 1.8 | 2.4 | 24.9 |
| XI | 0.8 | 1.6 | 2.4 | 33.3 |
| XII | 0.4 | 1.5 | 1.9 | 21.0 |
| XIII | 0.6 | 1.3 | 1.9 | 31.5 |
| XIV | 0.3 | 0.8 | 1.1 | 27.2 |
| B | 0.9 | 1.9 | 2.8 | 32.1 |

Бимодальный кариотип, подобный описанному нами у *E. sericeum* subsp. *arctisibiricum*, как уже отмечалось, имеют также бореальный подвид *E. sericeum* subsp. *sericeum* (2n = 36) и американский вид *E. splendens* (2n = 36).

Необходимо отметить, что у изучавшейся нами расы незабудочника *E. sericeum* subsp. *arctisibiricum*, как и у многих других представителей сем. *Boraginaceae*, широко распространена соматическая полиплоидия (Араратян, 1954). У *E. sericeum* subsp. *arctisibiricum* мы наблюдали только тетраплоидные клетки часто с попарным расположением гомологичных хромосом (см. рисунок, *В*). Факт попарного расположения гомологичных хромосом в полиплоидной клетке известен для многих видов растений и объясняется, как правило, разными темпами деления ядра и клетки в целом (Langlet, 1927; Lorz, 1937; Gentscheff, Gustafsson, 1939; Араратян, 1948).

Привлекает внимание то обстоятельство, что *E. sericeum* subsp. *arctisibiricum* совмещает в себе ряд макроморфологических признаков типичного *E. sericeum* subsp. *sericeum* и чукотско-охотского вида *E. tschuktschorum*. Этот факт тем более интересен, что и число хромосом, выявленное у обсуждаемого нами подвида, — 2n = 28, равновелико сумме гаплоидных наборов исследованных ранее *E. sericeum* subsp. *sericeum* и *E. tschuktschorum* (18+10). Такая ситуация дает основание предполагать, что среди возможных путей возникновения 28-хромосомной расы у *E. sericeum* может рассматриваться и процесс гибридизации растений типичной расы (subsp. *sericeum*) с растениями *E. tschuktschorum*. Это предположение подкрепляется еще и тем, что 28-хромосомные растения *E. sericeum* отмечаются именно там, где ареалы двух предполагаемых родительских таксонов перекрываются или соприкасаются. На происхождение B-хромосомы у арктической расы мы разделяем точку зрения, существующую в литературе (Мошкович, 1979), т. е. оно связано или с хромосомными перестройками в нормальном хромосомном наборе, или с гибридизационным процессом. В связи с полученными нами данными несомненный интерес представляет детальное кариологическое изучение рода *Eritrichium* и прежде всего секции *Coloboma*, у трех представителей которой (*E. splendens*, *E. sericeum* subsp. *sericeum* и *E. sericeum* subsp. *arctisibiricum*) отмечен бимодальный кариотип. Такое исследование может помочь выяснению природы подобных кариотипов и уточнению систематического положения отдельных видов *Eritrichium*.

## ЛИТЕРАТУРА

*Агапова Н. Д., Гриф В. Г.* О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Араратян А. Г.* О кариотипе и миксоплоидии у *Echium rubrum* Jacq. — ДАН СССР. Нов. серия, 1948, т. 59, № 7, с. 1333—1335. — *Араратян А. Г.* О хромосомах некоторых видов семейства Бурачниковых. — ДАН АрмССР, 1954, т. 18, № 3, с. 87—92. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений северо-востока СССР. III. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 3, с. 365—368. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений северо-востока СССР. IV. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 12, с. 1985—1990. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 2, с. 294—305. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 651—659. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Числа хромосом и таксономия некоторых видов растений из районов Северной Азии. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 12, с. 1617—1624. — *Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1331—1342. — *Жукова П. Г., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 3, с. 395—402. — *Крогулевич Р. Е.* Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна. — В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1978, с. 97—104. — *Мошкович А. М.* Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1979, с. 1—164. — *Попов М. Г.* *Eritrichium* Schrad. — В кн.: Флора СССР. Т. 19. М.; Л.: Изд.-во АН СССР, 1953, с. 482—521. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений (Исследование флоры полуострова Камчатка). — Вестн. ЛГУ. Биология, 1963, № 15, вып. 3, с. 38—52. — *Favarger C.* Notes de caryologie alpine. IV. — Bul. Soc. Neuchat. Sci. Nat., 1965, t. 88, p. 5—60. — *Gentscheff G., Gustafsson A.* The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes. I—II. — Hereditas, 1939, vol. 25, N 3—4, p. 349—386. — *Johnson A. W., Packer J. G.* Chromosome numbers in the flora Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. — Bot. Notis., 1968, vol. 121, p. 403—456. — *Langlet O. F.* Zur Kenntnis der polysomatischen Zellkerne in Wurzelmeristem. — Svensk. Bot. Tidskr., 1927, vol. 21, N 4, p. 397—422.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 V 1987.

---

УДК 582.26 : 551.467 (282.252.1)

Бот. журн., т. 73, № 11

### Д. Н. Юрьев, Ю. М. Лебедев

# РАЗВИТИЕ ЛЕДОВОГО ПЕРИФИТОНА Р. АМУР В СВЯЗИ СО СВЕТОВЫМ ФАКТОРОМ

D. N. YURIEV, YU. M. LEBEDEV. THE DEVELOPMENT OF ICE PERIPHYTON OF THE AMUR RIVER UNDER DIFFERENT LIGHT CONDITIONS

Впервые для пресных вод приводятся сведения о ледовых водорослях, представленных в Амуре популяциями *Melosira islandica*, в массе населяющей нижние слои льда и его нижнюю поверхность. Показано, что степень развития ледовых водорослей определяется световым фактором. Обсуждается вклад фитопланктона и ледовых водорослей в подледный фотосинтез. Для обозначения сообществ микроорганизмов льда предлагается новый термин — «криоперифитон».

Изучение экологии ледовых водорослей началось сравнительно недавно. Однако уже сейчас ясно, что оно имеет важное значение для понимания баланса энергии и вещества в водных экосистемах.

Первые находки одноклеточных водорослей, обитающих во льду, были сделаны во второй половине XIX в. в арктических, а затем антарктических морях (Мельников, 1984). Сведения по фотосинтезу ледовых водорослей морей обобщены в статье В. Л. Цурикова и В. И. Ведерникова (1978). Вопросам экологии флоры дрейфующих льдов Арктики посвящены работы И. А. Мельникова (1980), В. Л. Цурикова (1980) и др. Аналогичные исследования в эстуарии р. Святого Лаврентия (Канада) провел S. Demers с соавторами (1984).

Обильная по видовому составу альгофлора (10 видов синезеленых и 74 диатомовых водорослей) описана для наледей северо-востока СССР (Толстихин, 1974).

В последние десятилетия растет число альгологических исследований, выполненных в подледный период развития водорослей на внутренних водоемах умеренной, субарктической и антарктической зон (Wright, 1964; Maeda, Ichimura, 1973; Трифонова, 1979; Light et al., 1981), в ряде водохранилищ (Кузьмин, Болонов, 1974; Изместьева и др., 1981). Все эти работы посвящены подледной вегетации, «цветению», продукции фитопланктона. Часто указывается, что концентрация хлорофилла «а» и биомасса фитопланктона весной подо льдом соизмеримы с летними максимумами (Трифонова, 1979; Изместьева и др., 1981). В связи с этим предлагается отказаться от понятия «вегетационный период» (Лаврентьева, 1981).

Данные о подледном развитии фитопланктона рек немногочисленны (Кузьмина, Леонова, 1983). Водорослевые же сообщества, в массе населяющие лед и его нижнюю поверхность, для пресных вод до сих пор, по-видимому, не были описаны вообще.

Зимой 1979 г. в Амуре на участке от г. Амурска до с. Богородского был зарегистрирован подледный фотосинтез (Лебедев, 1981; Лебедев и др., 1981). На площадках, свободных от снега, наблюдались скопления нитей планктонной диатомовой водоросли *Melosira islandica* O. Müll., в массе населяющей нижние слои льда и его нижнюю поверхность. Этими же нитями нередко были сплошь забиты рыболовные сети, установленные подо льдом.

В настоящей работе приводятся данные о развитии *M. islandica* на нижней поверхности льда в зависимости от проникающего под лед света, а также некоторые сведения о зимнем фитопланктоне Амура.

Поскольку изучение жизнедеятельности гидробионтов в природных льдах — направление в гидробиологии относительно молодое, в настоящее время не существует устоявшейся терминологии, кратко и однозначно отражающей этот интереснейший природный феномен.

Термин «перифитон», в толковании которого до сих пор имеются значительные разногласия, включает 2 основные экологические характеристики: 1) наличие твердого субстрата, обладающего «важным свойством физической стабильности»; 2) «основная жизненная форма в перифитоне — прикрепленные организмы» (Протасов, 1982).

Не вступая в дискуссию по вопросу о содержании этого термина, отметим, что основу ледовых сообществ обычно составляют планктоновые водоросли. Не случайно H. Meguro (1962) назвал антарктический лед «планктонным льдом», имея в виду идентичность видового состава автотрофов, вегетирующих в толще льда и в воде под ним. Другая и наиболее существенная отличительная черта ледовых сообществ состоит в том, что субстратом для криобионов служит не только водная поверхность льда, но и сам лед, его толща. Это своеобразная экологическая ниша (внутри твердого субстрата) обязана своим существованием таким свойствам льда, как прозрачность, наличие жидкой фазы, физико-химическая лабильность и др.

Учитывая специфичность льда как твердого субстрата, следует согласиться с Мельниковым (1980), считающим уместным и правильным употребление слога «крио» (от греческого krios — холод) при описании сообществ ледовых микроорганизмов. Однако применяемый автором термин «криофиты» недостаточно полно отражает суть явления, поскольку оставляет открытым вопрос о характере связи водорослей с субстратом. По-видимому, правильнее обозначить данные сообщества термином «криоперифитон», понимая под ним совокупность микроорганизмов, населяющих не только нижнюю (водную) поверхность льда, но и его толщу.

Поскольку других субстратов с подобными свойствами не существует, этот термин однозначно определяет сообщества ледовых микроорганизмов. Причем не следует забывать, что условия обитания водорослей, прикрепленных к нижней поверхности льда и погруженных в воду, и водорослей, населяющих толщу льда, во многом различны. Это диктует необходимость их раздельного, сравнительного изучения и описания. Очевидно, в данном случае уместно говорить о водной и твердой (ледовой) фазах криоперифитона.

## Материал и методика исследований

Наблюдения проводили в феврале—марте 1980 г. в районе с. Богородского (Нижний Амур) на стрежне реки. Средняя толщина льда на исследованном участке составила 122 см, снежного покрова — 20 см; снег был плотный, слежавшийся.

Пробы перифитона отбирали на площадках с прозрачным, «черным» льдом. Ручным кольцевым буром вырезали 2—3 керна льда диаметром 18 см. Водоросли с нижней поверхности кернов счищали ножом. В случае необходимости материал концентрировали отстаиванием. С 15 февраля по 30 марта подо льдом экспонировали стекла обрастания.

Освещенность, поступающую на поверхность льда, измеряли люксметром Ю-16, подледную освещенность — люксметром «Экран-2» с приемником, герметично вмонтированным в корпус из оргстекла. Для изготовления дополнительных светогасящих фильтров применяли экспонированные фотопластины. Фотоприемник монтировали на раскладывающейся в воде под прямым углом штанге, что позволяло проводить измерения непосредственно подо льдом в стороне от лунки.

Фотосинтез фитопланктона измеряли традиционным в гидробиологии кислородно-скляночным методом (Винберг, 1960). Склянки экспонировали непосредственно подо льдом в течение суток 12, 22 и 30 марта на участках с небольшим снежным покровом и со свободным от снега льдом.

Пробы подледной воды брали батометром-бутылкой. Содержание хлорофилла «а» в фитопланктоне определяли спектрофотометрически (Report of SCOR-UNESCO. . ., 1966) после концентрирования водорослей на мембранных фильтрах с подложкой из толченого стекла. Подсчет численности клеток проводили с ошибкой не более 10—15 % от среднего числа клеток в параллельных камерах. Микрофотографии были получены из кернов, отобранных в марте 1986 г. в районе с. Богородского и городов Амурска и Хабаровска.

## Результаты исследования и обсуждение

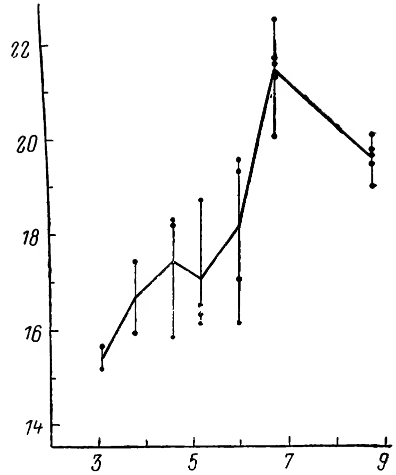
Криоперифитон водной и ледовой фаз в районе с. Богородского представлял собой одновидовую популяцию *M. islandica*, клетки которой имели преимущественно яркоокрашенные, четко оформленные хроматофоры. Единичные клетки других диатомовых, попадавшиеся в пробах, были пустыми. Каких-либо представителей фауны в фиксированных формалином пробах обнаружено не было.

Интересно отметить, что, например, в оз. Правдинском (Карельский перешеек) *M. islandica* весной также образует «практически чистую культуру» (Трифонова, 1979), но не во льду, а в подледной воде. С другой стороны, в морских льдах насчитывают иногда до сотни и более видов водорослей (Буйницкий, 1973).

В фитопланктоне доминировали *M. islandica*, виды родов *Stephanodiscus* Ehr., *Cyclotella* Kütz. (*Bacillariophyta*), *Anabaena* Bory (*Cyanophyta*), *Trachelomonas* Ehr. (*Euglenophyta*). Биомасса фитопланктона была очень незначительной — около 0.007 г/м$^3$, содержание хлорофилла «а» — менее 1 мкг/л. Диатомовые водоросли составляли 80 % биомассы фитопланктона. Подавляющее число клеток диатомей были пусты или имели бледные, деформированные хроматофоры, что связано, вероятно, с недостатком света в толще воды. Отметим, что биомасса *M. islandica*, вызывающей зимнее цветение воды в Рыбинском водохранилище, в среднем на русловых станциях составляла в феврале 1971 г. 1.5 г/м$^3$ (Кузьмин, Болонов, 1974).

Максимальная биомасса *M. islandica* на нижней поверхности льда достигала 11.4 г/м$^2$, средняя — 1.2 г/м$^2$, численность клеток соответственно — 6050 и 630 млн кл./м$^2$. Можно принять, что средняя глубина Амура в районе с. Богородского равна 10 м. Тогда биомасса фитопланктона составит 0.07 г/м$^2$, что в 17 раз меньше средней и в 170 раз — максимальной биомассы криоперифитона водной фазы.

Кислородно-скляночный метод, применяемый при концентрациях хлорофилла «а» не менее 1 мкг/л (Пырина, 1975), не позволил измерить фотосинтез фитопланктона из-за его низкой биомассы. Фотосинтез же, рассчитанный по кислородному балансу, равнялся в марте 1979 г. в среднем 0.65 г $O_2$/м$^2$ в сутки (Лебедев, 1981). Поскольку биомасса фитопланктона под 1 м$^2$ на порядок меньше, чем биомасса криоперифитона, а фотическая зона в Амуре даже в период откры-



Зависимость численности *Melosira islandica* на нижней поверхности льда от подледной освещенности.

По оси абсцисс — ln подледной освещенности, лк; по оси ординат — ln численности, кл./м$^2$.

той воды редко превышает 2 м, можно с уверенностью сказать, что вклад фитопланктона в подледный фотосинтез очень невелик.

Интенсивность развития *M. islandica* на нижней поверхности льда была тесно связана с мощностью снежного покрова на льду, т. е. с количеством проникающего в воду света (см. рисунок, таблицу). Причем, как и для фитопланктона (Javornicky, 1966; Пырина, Рутковская, 1976), на кривой зависимости численности клеток *M. islandica* от освещенности можно выделить участок положительной связи и участок светового угнетения. Эта экологическая реакция вполне понятна, если учесть, что в условиях Дальнего Востока снежный покров на льду относительно невелик, особенно весной, но зоны, совершенно свободные от снега, встречаются редко и составляют, по нашим данным (аэровизуальная съемка), около 1 % от поверхности льда.

Оптимальные световые условия для развития *M. islandica* создаются в местах с прозрачным льдом, покрытым 4—6 см плотного снега, где подледная освещенность в полдень в марте при освещенности, поступающей на поверхность льда, — 22—25 тыс. лк равна 880±180 лк. В безоблачный день при освещенности у поверхности льда 40—50 тыс. лк подледная освещенность возрастала здесь до 2000 лк. Средние величины численности клеток и биомассы *M. islandica* на нижней поверхности льда составляли на таких участках 2600 млн кл./м$^2$ и 5.20 г/м$^2$. J. Bunt (1968) отметил максимум развития флоры антарктического пакового льда при освещенности 1000 лк. Оптимум освещенности для фотосинтеза зимнего фитопланктона Амурского залива (Японское море) около 2000 лк (Sorokin, Konovalova, 1973), а пролива Мак-Мердо (Антарктика) — 3500 лк (Bunt, 1964). Для пресноводного фитопланктона в период открытой воды оптимальная освещенность составляет около 6000 лк (Пырина, Рутковская, 1976). На участках со свободным от снега льдом, где, как было отмечено выше, наблюдается световое угнетение криоперифитона, при поверхностной освещенности в дни с различной облачностью от 20 до 50 тыс. лк подледная освещенность колебалась в пределах 7—25 тыс. лк. Средняя численность и биомасса *M. islandica* равны здесь 430 млн кл./м$^2$ и 0.56 г/м$^2$. Под слоем снега в 37 см при подледной освещенности около 30 лк эти показатели снизились до 3.6 млн кл./м$^2$ и 0.008 г/м$^2$.

Подледные световые условия в Амуре при различной мощности снежного покрова и при освещенности на поверхности льда 22—25 тыс. лк

| Мощность снежного покрова, см | Подледная освещенность, лк |
|---|---|
| Открытый лед | 8100±500 |
| 1±0.5 | 2300±300 |
| 5±1.0 | 880±180 |
| 9±1.0 | 475±50 |
| 15±1.0 | 160±50 |
| 20±1.0 | 115±20 |
| 30±1.0 | 46±11 |
| 40±1.0 | 25±5 |

По визуальной оценке максимум численности водорослей в амурском льду приурочен к нижним слоям. Колонии *M. islandica* располагаются во льду преимущественно в виде вертикальных «лент», «пластин» (см. таблицу на вклейке, 1*а*, *б*) либо в виде «нитей», «шнуров» (см. таблицу, 2*а*, *б*), представляющих собой пучки колоний от сотых долей до 1 мм в диаметре. С нижней поверхности льда хорошо видно, что водоросли концентрируются в межкристаллических прослойках и микротрещинах (см. таблицу, *3*), которые являются также зоной локализации криоперифитона водной фазы, образующего «бороды», свисающие с поверхности льда и омываемые течением (см. таблицу, *4*). Очевидно, что «нити», прикрепленные к нижней поверхности льда и свисающие в воду, являются продолжением нитей, заключенных внутри льда (см. таблицу, *2а*, *б*, *4*, *5*). *Ankistrodesmus* sp. распределяется во льду исключительно по микротрещинам, хаотично заполняя последние. Он обнаружен нами в среднем течении Амура близ городов Хабаровска и Амурска. В районе с. Богородского не отмечен.

Стекла обрастания и другие материалы (дерево, металл), установленные подо льдом, в течение 1.5 мес оставались незаселенными. Рыболовные же сети, скорее всего, забиваются нитями, сорванными с нижней поверхности льда течением, хотя не исключено и последующее размножение водорослей на сетях.

## Выводы

1. Характерной чертой зимнего Амура является массовое развитие криоперифитона — сообщества ледовых микроорганизмов, впервые описываемого для пресных вод, — при крайне угнетенном фитопланктоне.

2. Криоперифитон Нижнего Амура представлен одновидовой популяцией планктонной диатомеи *M. islandica*. В среднем течении реки в его состав включается также зеленая водоросль *Ankistrodesmus* sp. Криоперифитон локализован в приводных слоях льда и на его нижней поверхности, на границе раздела жидкой и твердой фаз. Колонии *M. islandica* концентрируются во льду в микротрещинах. На нижней поверхности льда они образуют свисающие в воду и омываемые течением «бороды». Клетки *Ankistrodesmus* sp. хаотически заполняют микротрещины.

3. В фитопланктоне доминируют центрические диатомеи. Биомасса фитопланктона составляла около 0.007 г/м$^3$, содержание хлорофилла «а» — менее 1 мкг/л. Угнетенное состояние фитопланктона связано с недостатком света в водной массе. Подледный фотосинтез практически полностью определяется жизнедеятельностью криоперифитона.

4. Максимальная биомасса криоперифитона наблюдалась на участках с небольшим (4—6 см) снежным покровом при подледной освещенности 700—2000 лк. Под свободным от снега льдом, где освещенность достигает 25 тыс. лк, биомасса снижалась на порядок вследствие светового угнетения. Увеличение мощности снежного покрова до 30 см и более и соответственно снижение подледной освещенности до нескольких десятков люкс приводило к еще более резкому сокращению биомассы из-за недостатка света. Таким образом, свет следует рассматривать как фактор, лимитирующий развитие криоперифитона Амура.

## ЛИТЕРАТУРА

*Буйницкий В. Х.* Морские льды и айсберги Антарктики. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. 225 с. — *Винберг Г. Г.* Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с. — *Изместьева Л. Р.*, *Паутова В. Н.*, *Заусаева Н. А.* О вегетации фитопланктона Братского водохранилища в подледный период. — В кн.: Гидробиологические исследования в Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во ИГУ, 1981, с. 41—50. — *Кузьмин Г. В.*, *Болонов И. М.* О подледном цветении воды Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974, № 21, с. 21—25. — *Кузьмина А. Е.*, *Леонова Г. А.* Сезонные изменения фитопланктона нижнего участка реки Нижняя Тунгуска. — В кн.: Экологические исследования водоемов Красноярского края. Красноярск: Ин-т физ., 1983, с. 148—157. — *Лаврентьева Г. М.* Особенности развития зимнего фитопланктона в малых озерах Северо-Запада. — Сб. научн. тр. НИИ оз. и реч. рыб. х-ва, 1981, № 162, с. 89—103. — *Лебедев Ю. М.* Расчет кислородного режима водотока при закрытом русле и наличии подледного фотосинтеза. — Вод. ресурсы, 1981, № 4, с. 195—199. — *Лебедев Ю. М.*, *Юрьев Д. Н.*, *Сиротский С. Е.* Зимний фотосинтез в р. Амур и развитие водорослей в связи с подледными световыми условиями. — В кн.:

Круговорот вещества и энергии в водоемах. Тез. докл. к Всесоюз. лимнол. совещ. (Лиственичное на Байкале, 2—4 сентября 1981). Вып. 1. Иркутск, 1981, с. 88—89. — *Мельников И. А.* Экосистема арктического дрейфующего льда. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980, с. 61—97. — *Мельников И. А.* Живой лед. — Природа, 1984, № 1, с. 68—77. — *Протасов А. А.* Перифитон: терминология и основные определения. — Гидробиол. журн., 1982, т. 18, № 1, с. 9—13. — *Пырина И. Л.* Первичная продукция фитопланктона. — В кн.: Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975, с. 91—107. — *Пырина И. Л., Рутковская В. А.* Зависимость интенсивности фотосинтеза волжского фитопланктона от проникающей в воду суммарной солнечной радиации. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976, с. 48—60. — *Толстихин О. Н.* Наледи и подземные воды северо-востока СССР. Новосибирск: Наука, 1974. 164 с. — *Трифонова И. С.* Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л.: Наука, 1979. 168 с. — *Цуриков В. Л.* Механизм заселения морского льда и возможности развития в нем микрофлоры. — В кн.: Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980, с. 118—132. — *Цуриков В. Л., Ведерников В. И.* Фотосинтез водорослей в ледовых условиях. — Биология моря, 1978, № 3, с. 3—10. — *Bunt J. S.* Primary productivity under sea ice in Antarctic waters. 2. Influence of light and other factors on photosynthetic activities of Antarctic marine microalgae. — Antarctic Res., 1964, N 1, p. 27—31. — *Bunt J. S.* Microalgae of the Antarctic pack ice zone. — In: SCAR/SCOR/IAPO/IUBS Symp. on Antarctic oceanogr. Santiago (Chile), 1968, p. 198—218. — *Demers S., Therriault T. C., Descolas-Gros C.* Biomasse et composition specifique de la microflore des glaces saisonnieres: influencés de la lumière et de la vitesse de congélation. — Mar. Biol., 1984, vol. 78, N 2, p. 185—191. — *Javornicky P.* Light as the main factor limiting the development of diatoms in Slapy Reservoir. — Verh. Int. Ver. theoret. und angew. Limnol., 1966, vol. 16, N 2, p. 701—712. — *Light J. J., Ellis-Evans J. C., Priddle J.* Phytoplankton ecology in an Antarctic lake. — Freshwater Biol., 1981, vol. 11, N 1, p. 11—26. — *Maeda O., Ichimura S.* On the high density of a phytoplankton population found a lake under ice. — Int. Revue Ges. Hydrobiol. 1973, vol. 58, N 5, p. 673—685. — *Meguro H.* Plankton ice of the Antarctic ocean. — Antarctic Res., 1962, N 1, p. 99—101. *Report* of SCOR-UNESCO working group 17. Determination of photosynthetic pigments. — In: Monographs on oceanographic methodology: Determination of photosynthetic pigments in seawater. UNESCO, 1966, p. 9—18. — *Sorokin Yu. I., Konovalova I. W.* Production and decomposition of organic matter in a bay of the Japan Sea during the winter diatom bloom. — Limnol. and Oceanogr. 1973, vol. 18, N 6, p. 962—967. — *Wright R. T.* Dynamics of phytoplankton community in an ice-covered lake. — Limnol. and Oceanogr., 1964, vol. 9, N 2, p. 163—178.

Вычислительный Центр ДВО АН СССР,
Хабаровск,
Институт биологии внутренних вод АН СССР,
пос. Борок Некоузского р-на
Ярославской обл.

Получено 5 VIII 1987.

---

УДК 582.29 (571.54)

Бот. журн., т. 73, № 11

### С. Э. Будаева

# ЭПИГЕЙНЫЕ И ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ ЮГА БУРЯТИИ

## S. E. BUDAJEVA. EPIGEIC AND EPIPHYTIC LICHENS OF THE SOUTH OF BURYATIA

Для юга Бурятии приводятся 47 видов лишайников, из них 18 видов — эпигейные.

Лишайники юга Бурятской АССР недостаточно обследованы. Имеются лишь отдельные работы А. А. Еленкина (1906, 1912), А. Цальбрукнера (1909), в которых приводятся списки лишайников.

Мы в 1980—1985 гг. проводили обследования лишайников в сосновых, березовых, пихтовых лесах предгорий Моностойского хр. (урочище Тужа), предгорий Курбинского хр. (урочище Додогол), предгорий Хамбинского хр. (урочище Ардасан), предгорий Малханского хр. (урочище Песчанка).

Исследуемые сосновые леса занимают в основном подгорные шлейфы, произрастают на щебнисто-каменистых, песчаных почвах и подвергаются значительной антропогенной нагрузке. Здесь большая сухость воздуха, в травяном покрове господствуют степные травы: *Potentilla acaulis* L., *P. bifurca* L., *Iris ruthenica* Ker-Gawl. и др. Количество выпадающих осадков составляет 395 мм в год в Кабанске, 200—300 мм в год в Селенгинском р-не (Жуков, 1960). Сосняки представлены следующими типами: разнотравные, сухие, горно-каменистые и брусничные.

Сосняки разнотравные широко распространены в урочищах Тужа и Ардасан. Состав древостоя 10 С. Подлесок образуют *Cotoneaster melanocarpus* Lodd., *Spiraea media* Franz Schmidt и др. Значительно развит травяной покров, образующий 30 % проективного покрытия. Широко представлены виды *Leucanthemum vulgare* Lam., *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg., *Astragalus membranaceus* Bunge, *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr., достигающие 20—55 см выс. На почве встречаются лишайники: *Cladonia fimbriata*, *C. verticillata*, *C. deformis*, *C. gracilis*, *C. cornuta*, *Cladina rangiferina*, *Peltigera malacea*, *P. aphthosa*. На вывороченных корнях обнаружены *Peltigera polydactyla*, *P. spuria*.

Сосняки сухие распространены в урочищах Ардасан, Тужа, Додогол. Древостои IV класса бонитета, полнота 0.7. Одиночно встречаются *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Cotoneaster melanocarpus*, *Rosa acicularis* Lindl., *Spiraea media*. На почве отмечены травы: *Bupleurum scorzonerifolium* Willd., *Galium verum* L., *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey. Мощность подстилки составляет 1.5—3 см. Из лишайников растут *Cladonia fimbriata*, *C. pyxidata*, *C. gracilis*, *C. pelurota*, *C. coccifera*, *Parmelia vagans*, *Diploschistes scruposus*.

В Кяхтинском р-не в урочище Песчанка были обследованы сосняки сухие. Подлесок отсутствует, из трав распространены *Pulsatilla turczaninovii*, *Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim. Мощность подстилки 1.5 см. Из эпигейных лишайников распространены *Cladonia verticillata*, *C. gracilis*, *C. pleurota*, *C. fibriata*, *C. deformis*, *Peltigera malacea*, *P. aphthosa*, *P. polydactyla*, *P. canina*, *Parmelia vagans*, *Diploschistes scruposus*.

Сосняки горно-каменистые распространены на южных склонах отрога хр. Хамар-Дабан. Высота 300—400 м над ур. м. Подлесок образуют *Rosa acicularis*, *Spiraea media*. Травяной покров слабо развит. Проективное покрытие трав составляет 20 %. Наиболее распространены *Astragalus adsurgens* Pall., *Trifolium lupinaster* L., *Sanguisorba officinalis* L. и др. Из лишайников чаще встречаются *Cladonia verticillata*, *C. fimbriata*, *C. pleurota*, *C. gracilis*, *C. cornuta*, *Cladina mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. arbuscula*; из листоватых лишайников распространены *Peltigera malacea*, *P. aphthosa*, *P. polydactyla*.

Сосняки брусничные распространены в 22 км от пос. Ардасан, на северных склонах отрогов хр. Хамар-Дабан. Напочвенный покров образуют брусника, мхи, лишайники. Из листоватых лишайников на почве произрастают *Peltigera polydactyla*, *P. canina*, *P. malacea*, *P. aphthosa*, *P. erumpens*. Из кустистых лишайников наиболее распространены *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *C. mitis*, *Cladonia verticillata*, *C. pyxidata*, *C. cornuta*, *C. fimbriata* и др. (см. таблицу).

Таким образом, в результате обследования эпигейных лишайников в различных типах сосняков юга Бурятии нами выявлены 20 видов.

Пихтарники черничные встречаются на южных склонах хр. Хамар-Дабан в 22 км от пос. Ардасан. На почве распространены черника, бадан, брусника. Из лишайников наиболее часто встречаются *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *C. mitis*, *C. arbuscula*, *Cladonia gracilis*, *C. pyxidata*, *C. cornuta*, *C. verticillata*, *Cetraria islandica* и др. В пониженных местообитаниях встречаются листоватые лишайники: *Peltigera malacea*, *P. polydactyla*, *P. aphthosa*, *P. membranacea* и др. Всего 13 видов.

Эпифитные лишайники. В урочище Тужа в сосняках разнотравных на основаниях стволов сосен обнаружены следующие лишайники: *Cladonia pleurota*, *C. cenotea*, *C. cornuta*, *C. gracilis*, *C. bacilliformis* — виды, часто встре-

Видовой состав эпигейных и эпифитных лишайников юга Бурятии

| Вид | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Biatora symmicta* (Ach.) Fr. | + | + | + | + | + | + |
| *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw. | + | + | + |  | + | + |
| *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd | + | + | + |  | + | + |
| *Caloplaca cerina* (Ehrh.) Th. Fr. |  |  |  |  | + |  |
| *C. haematites* (Chaub. ex St.-Amans) Zwackh |  |  |  |  | + |  |
| *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade |  |  |  |  | + |  |
| *Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg. |  |  |  |  | + |  |
| *Cetraria islandica* (L.) Ach. |  |  |  |  |  | + |
| *C. laureri* Krempelh. | + | + | + |  |  |  |
| *C. pinastri* (Scop.) S. Gray | + | + | + | + | + | + |
| *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. |  |  |  | + | + | + |
| *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb. | + | + |  | + | + | + |
| *C. rangiferina* (L.) Harm. | + | + |  | + | + | + |
| *C. stellaris* (Opiz) Brodo |  |  | + | + |  |  |
| *Cladonia bacilliformis* (Nyl.) Vain. | + | + |  | + |  |  |
| *C. cenotea* (Ach.) Schaer. | + | + |  | + | + |  |
| *C. coccifera* (L.) Willd. |  | + |  |  | + |  |
| *C. cornuta* (L.) Hoffm. | + | + | + |  | + | + |
| *C. deformis* (L.) Hoffm. | + |  |  |  | + |  |
| *C. fimbriata* (L.) Fr. | + | + | + |  | + | + |
| *C. gracilis* (L.) Willd. | + | + | + |  | + | + |
| *Cladonia pleurota* (Flk.) Schaer. |  | + | + | + |  |  |
| *C. pyxidata* (L.) Hoffm. |  | + | + | + |  | + |
| *C. verticillata* (Hoffm.) Schaer. | + | + | + | + |  | + |
| *Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norm. | + | + | + |  |  |  |
| *Evernia mesomorpha* Nyl. | + | + | + |  |  |  |
| *Hypogymnia bitteri* (Lynge) Ahti |  | + | + |  |  |  |
| *H. physodes* (L.) Nyl. | + | + | + | + | + | + |
| *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norm. |  | + |  |  |  |  |
| *Opegrapha pulicaris* (Hoffm.) Schrad. |  | + |  |  |  |  |
| *Parmelia sulcata* Tayl. | + | + | + | + | + | + |
| *P. ulophyllodes* (Vain.) Savicz |  | + | + |  |  |  |
| *P. vagans* Nyl. | + | + |  |  |  |  |
| *Parmeliopsis aleurites* (Ach.) Nyl. | + | + | + | + | + | + |
| *P. ambigua* (Wulf.) Nyl. | + | + | + | + | + | + |
| *P. pallescens* (Hoffm.) Hillm. | + | + | + | + | + | + |
| *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. | + | + | + | + | + | + |
| *P. canina* (L.) Willd. |  | + |  | + |  |  |
| *P. erumpens* (Tayl.) Vain |  |  |  | + |  |  |
| *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. | + | + | + | + | + | + |
| *P. malacea* (Ach.) Funck | + | + | + | + | + | + |
| *P. membranacea* (Ach.) Nyl. |  |  |  |  |  | + |
| *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg |  | + | + |  | + |  |
| *Physcia aipolia* (Ehrh.) Fürnr. |  | + | + |  | + | + |
| *P. stellaris* (L.) Nyl. |  |  |  |  | + | + |
| *P. tribacia* (Ach.) Nyl. |  |  |  |  |  | + |
| *Xanthoria substellaris* Vain. |  |  |  |  |  | + |

Примечание. 1 — сосняки разнотравные, 2 — сосняки сухие, 3 — сосняки горнокаменистые, 4 — сосняки брусничные, 5 — березняки разнотравные, 6 — пихтарники брусничные.

чающиеся на гнилых валежинах и пнях: кроме того, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Bryoria furcellata* и др. В урочище Ардасан основания стволов сосен покрыты лишайниками: *Cetraria pinastri*, *C. laureri*, *Evernia mesomorpha*, *Bryoria furcellata*, *Parmelipsis pallescens*, *P. ambigua*, *P. aleurites*. В урочище Додогол в сосняках на соснах встречаются те же виды лишайников, кроме того, на одиночных крупноствольных соснах встречается часто *Parmelia ulophyllodes* — вид, относящийся к неморальному элементу, в прошлом связанный с широколиственными лесами третичного периода.

В урочищах Ардасан, Додогол, Тужа в сосняках сухих, горно-каменистых на стволах берез обнаружены лишайники: *Buellia disciformis*, *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*, *Parmelia ulophyllodes*, *Physcia aipolia*, *Cetraria pinastri*, *C. laureri*, *Evernia mesomorpha*, *Opegrapha pulicaris*, *Bryoria furcellata*. На соснах встречены вышеуказанные лишайники сосняков разнотравных.

На склонах хр. Хамар-Дабан в пихтарниках на стволах пихты отмечены листоватые лишайники: *Parmelipsis ambigua*, *P. aleurites*, *P. pallescens*, *Cetraria pinastri*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, из накипных — *Buellia disciformis*, *Biatora symmicta*, *Mycoblastus sanguinarius*.

Обследования эпифитных лишайников проводили на стволах берез и осин в березовых лесах Кабанского р-на вблизи ст. Береговая. На березах обнаружены следующие виды: *Candelariella vitellina*, *Caloplaca holocarpa*, *C. cerina*, *Physcia aipolia*, *P. stellaris*; на осинах отмечены *Caloplaca haematites*, *Xanthoria substellaris*, *Physcia tribacia*, *P. stellaris*. На пробной площади вблизи Большой Речки в березняках на стволах берез обнаружены *Physcia aipolia*, *P. tribacia*, *Parmelia ulophyllodes*, *Caloplaca holocarpa*, *C. haematites*, *Xanthoria substellaris*, *Parmelia exasperatula*, *P. sulcata* и др. На ивах встречаются *Xanthoria substellatis*, *Physcia tribacia*, *P. stellaris*, *Caloplaca holocarpa*, *Phaeophyscia orbicularis*.

Эпифитные листоватые лишайники — *Parmelia ulophyllodes*, *P. sulcata*, *Hypogymnia physodes*, *Physcia aipolia* — имеют большое проективное покрытие на стволах берез в окр. ст. Боярск на юго-восточном побережье оз. Байкал.

Таким образом, при обследовании эпигейных, эпифитных лишайников в сосновых и березовых лесах юга Бурятии обнаружено 47 видов, из них 18 — эпигейные. Многие из этих видов отмечались нами (Будаева, 1976) ранее для горно-таежного Северо-Байкальского р-на. Местонахождения указанных лишайников расширяют географический ареал распространения видов.

## ЛИТЕРАТУРА

*Будаева С. Э.* Закономерности распределения лишайников в Баргузинском заповеднике. — Бот. журн., 1976. т. 61, № 3, с. 395—406. — *Еленкин А. А.* Коллекция лишайников Забайкалья в Читинском музее, собранная Г. А. Стуковым в 1902—1904 гг. — Тр. Бот. музея Академии наук, СПб., 1806, вып. 3, с. 56—59. — *Еленкин А. А.* Список лишайников, собранных Б. А. Федченко в 1909 г. на Дальнем Востоке. — Тр. СПб. бот. сада, 1912, т. 31, с. 229—281. — *Жуков В. М.* Климат Бурятской АССР. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1960. 187 с. — *Цальбрукнер А.* Забайкальские лишайники. — Тр. Троицкосавско-Кяхтинского отделения Приамурского отд. Рус. геогр. об-ва, 1909. т. 12, вып. 1, 2, с. 73—95.

Институт биологии Бурятского филиала СО АН СССР,
Улан-Удэ.

Получено 12 II 1987.

---

УДК 581 (3+4) : 581.45 : 582.6/.9

Бот. журн., т. 73, № 11

**Т. В. Гендельс**

# ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ЛИСТА ДВУДОЛЬНЫХ

T. V. GENDELS. SOME FEATURES OF LEAF MORPHOGENESIS IN DICOTYLEDONS

Предпринята попытка наметить некоторые пути эволюционных преобразований листа двудольных. Установлено, что повышение уровня морфологической организации листа является следствием поэтапного усложнения его морфогенеза. Морфогенез листа осуществляется на основе действия одних и тех же процессов, но протекающих на каждом последующем этапе на качественно новой основе. Такой основой является организация зачатка листа. Морфогенетическая подвижность зачатка листа двудольных, выражающаяся в способности формировать в зависимости от условий в разной степени интегрированные структуры, придает историческому морфогенезу листа адаптивную направленность.

Ранее (Гендельс, 1988) мы рассмотрели способы формирования различных типов листьев древесных двудольных. С целью определения путей становления того или иного типа листа и жилкования изучались строение элементов почки, начальные этапы развития листа, строение проводящей системы листа и черешка. Дополнительные исследования, проведенные нами по той же методике, наряду с полученными ранее данными, а также анализ обширной литературы по морфогенезу листовой пластинки двудольных позволяют расширить наши представления об особенностях морфогенеза листа в целом и наметить некоторые пути эволюционных преобразований.

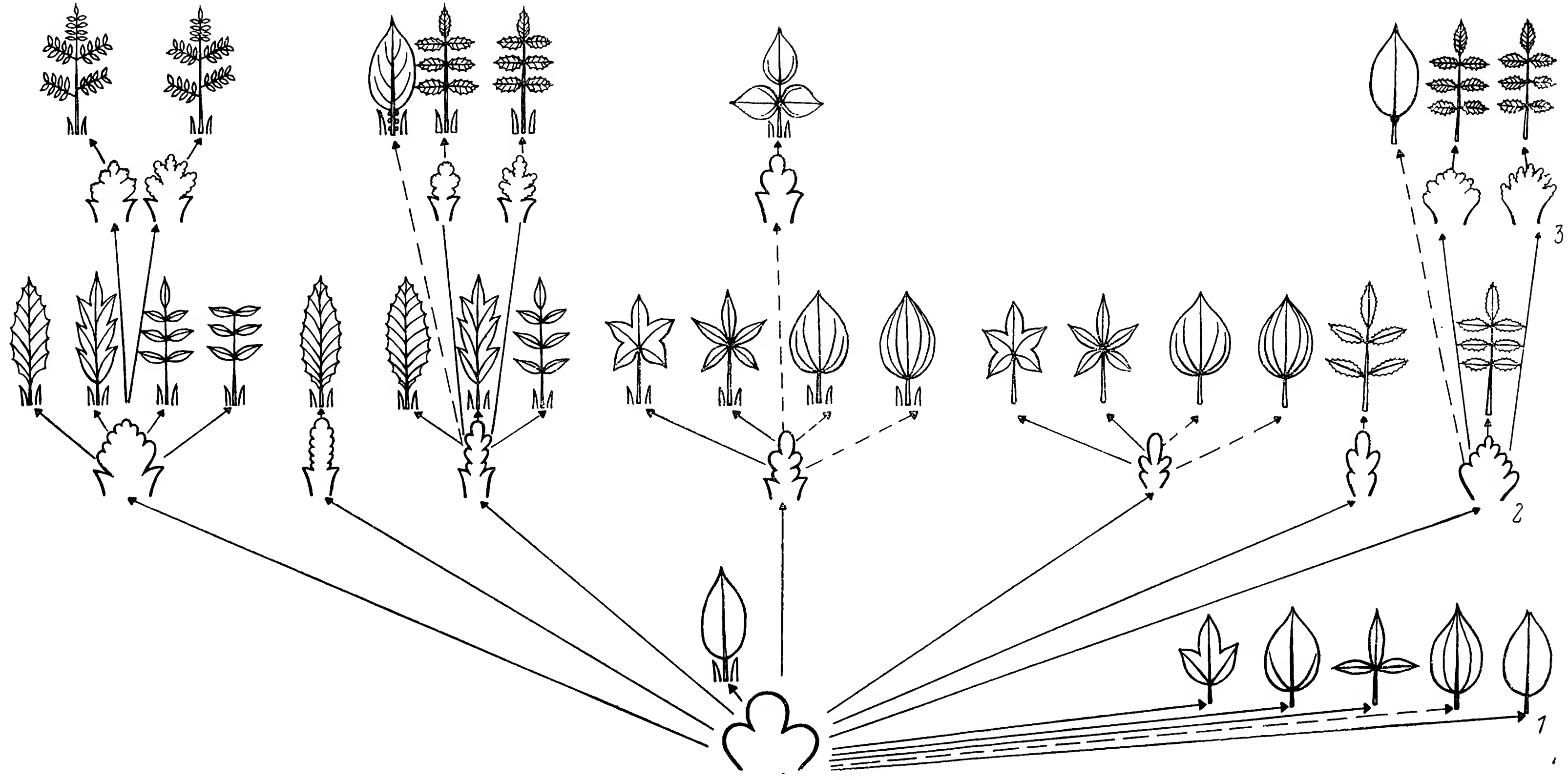
Термином «морфогенез» обозначают «формирование, возникновение новых форм и структур как в онтогенезе, так и в филогенезе организмов» (Биологический. . ., 1986 : 381). Р. Е. Левина (1974), рассмотрев морфогенез на различных уровнях, выделила 5 типов морфогенеза. Наиболее близким применительно к нашим построениям является термин «филоморфогенез»: «преобразование органов и отдельных структур в ходе микроэволюции» (с. 90). Однако в данной работе мы освещаем вопросы: о становлении различных типов листьев в процессе индивидуального развития, о преобразовании листа в процессе филоморфогенеза, а также о тенденциях преобразования листа древесных двудольных растений. И мы употребляем термин «морфогенез», уточняя при этом, используется ли он для обозначения индивидуального или исторического развития.

На изученных объектах, представляющих почти все разнообразие типов листьев, нами установлено, что независимо от конечной формы лист в историческом морфогенезе проходит стадию 3-лопастного зачатка. В основе эволюции листа лежат процессы олиго- и полимеризации его зачатка. Взаимодействие этих процессов, осуществляющееся различными способами, обеспечивает разнообразие как типов листа, так и жилкования. На основе выявления различных путей формирования и развития листа и его дефинитивного состояния мы предприняли попытку установить уровни морфологической организации листа двудольных, или уровни морфологического прогресса, по T. W. Bocher (1977), (см. рисунок). Из чисто технических соображений в схеме не отражено все разнообразие типов листьев, а представлены лишь основные морфотипы. Обозначение уровней (*1—3*) условно, так как пока, по нашим данным, первому уровню организации соответствует 3-лопастной зачаток, но весьма вероятно установление и нерасчлененного, и, кроме того, в филоморфогенезе листа разных таксонов 1-му уровню может соответствовать любой тип зачатка.

В нашей схеме 1-му уровню организации соответствует 3-лопастной зачаток. На 1-м этапе морфогенеза из такого зачатка развивается 3-лопастной лист (впоследствии 3-листочковый с черешком, *Sassafras*, *Lindera*, *Ocotea*). Остальные типы листьев на 1-м этапе формируются на основе олигомеризации: с образованием простого листа с прилистниками (*Griselinia littoralis*) и простого цельного листа без прилистников. При этом боковые лопасти зачатка в разной степени могут участвовать в образовании черешка (*Drimys winteri*, *Hibbertia cuneiformis*), листа (*Acer tataricum*, виды рода *Cinnamomum*), редуцироваться или полностью (*Hoya carnosa*), или иногда до состояния железок (*Metrosideros kermadecensis*, *Euonymus japonica*).

Переход ко 2-му уровню организации листа достигается полимеризацией 3-лопастного зачатка. На 2-м этапе морфогенеза продолжается развитие образовавшихся уже на 1-м этапе двух основных линий формирования листа: с прилистниками и без прилистников. Различие этих двух линий состоит в том, что в первом случае полимеризации подвергается только средняя лопасть зачатка, а боковые продолжают оставаться в состоянии прилистников, во втором — полимеризации подвергается весь 3-лопастной зачаток.

При развитии листа процесс полимеризации зачатка может осуществляться несколькими способами. Боковые элементы могут закладываться акро- и базипетальным, дивергентным и параллельным способами (Серебряков, 1954).



**Уровни (*1—3*) морфологической организации листа древесных двудольных.**

Горизонтальные ряды иллюстрируют типы зачатков и типы листьев. Стрелками показаны этапы морфогенеза; при этом сплошными линиями обозначены пути становления того или иного типа, отраженные в онтогенезе; прерывистыми — когда онтогенез листа уже не отражает исторического пути становления данной структуры.

У листа с прилистниками при акропетальном заложении боковых элементов развитие листа реализуется несколькими путями, но непременно сопряженными с его интеркалярным ростом. В результате такого развития формируется целая серия листьев: сложные парно- и непарноперистые (*Sorbus aucuparia*, *Osteomelis schwerinae*), лопастные (виды рода *Crataegus*, *Kerria laponica*, *Corylopsis spicata*), простые цельные с краспедодромным жилкованием (*Corylus avellana*, *Rhodotypus scandens*, виды рода *Ulmus*).

Аналогичная листовая серия образуется и при базипетальном заложении боковых элементов, также сопряженном в развитии листа с интеркалярным ростом. Так возникают лопастные листья (*Quercus robur*), простые с краспедодромным жилкованием (*Zelkova carpinifolia*, *Hemiptelea davidii*), сложные непарноперистые (*Staphylea colchica*, *Acaena novae-zelandiea*). Кроме того, при базипетальном заложении боковых элементов, но без интеркалярного роста образуются пальчато-лопастные листья (виды родов *Platanus*, *Liquidambar*, *Physocarpus opulifolius*, *Viburnum opulus*), пальчато-сложные (виды рода *Schefflera*).

При олигомеризации лопастного зачатка путем слитного развития лопастей образуется простой цельный лист с разной степенью развития базальных жилок (виды родов *Cercidiphyllum*, *Celtis*, *Populus tremula*).

В качестве иллюстрации параллельного (или симультанного) способа заложения боковых элементов мы приводим *Alnus firma*, *A. pendula*, а также *Castanea sativa*, описанный B. Jeune (1982). При этом способе заложения пока констатируем только образование простого цельного листа с краспедодромным жилкованием.

При развитии листа без прилистников базипетальное заложение боковых элементов, не сопряженное с его интеркалярным ростом, приводит к образованию серии листьев, аналогичной серии, возникшей при таком же способе заложения боковых элементов у листа с прилистниками (пальчато-лопастные в роде *Acer*, пальчато-сложные в *Acer*, *Aesculus*). В этой же линии развития базипетальное заложение элементов листа, сопряженное с интеркалярным ростом, приводит к образованию перисто-сложных листьев (*Acer negundo*, *Sambucus racemosa*).

При акропетальном заложении формируются перисто-сложные листья (*Rhus potaninii*, *Pistacia mutica*, *Sophora microphylla*, *Phellodendron amurense*), простые с краспедодромным жилкованием (*Schinus latifolius*, *S. dependens*).

Особенностью 2-го этапа морфогенеза является значительное увеличение числа способов формирования листа по сравнению с 1-м. Помимо сложных перистых и пальчатых листьев, образование которых является прямым следствием полимеризации зачатка — увеличения числа гомологичных структур, все остальные типы листьев формируются также на основе полимеризации зачатка, но в сочетании с различными проявлениями процесса олигомеризации.

Основу морфологической организации листа 3-го уровня определяют 2 параллельно идущих процесса преобразования зачатка 2-го уровня организации. С одной стороны, происходит его дальнейшая полимеризация, приводящая к формированию дваждыперистых листьев или к появлению сложных пальчатых листьев, листочек которых претерпел олигомеризацию на 2-м этапе морфогенеза (например, у видов рода *Desmodium*). С другой стороны, идет преобразование зачатка 2-го уровня организации — процесс его олигомеризации, в результате которого, например, образуются простые листья (представители подсем. *Prunoideae*), однолисточковые структуры (представители семейств *Rutaceae* и *Berberidaceae*).

По морфогенезу листовой пластинки листа покрытосеменных и в том числе двудольных опубликовано очень много работ. В последнем обзоре G. Cusset (1986), посвященном этой проблеме, содержатся описание и критика практически всех моделей морфогенеза листовой пластинки и предложена новая синтетическая модель. Автор этой модели вводит новое (еще одно!) понятие центров роста листового примордия и обсуждает роль 8 эффекторов, модулирующих развитие листовой пластинки двудольных, 3 из которых гипотетические. Исходя из уровней морфологической организации листа, обусловленной уровнем организации его зачатка, кажется очевидной невозможность создания единой модели морфогенеза листовой пластинки для всех типов листьев двудольных. Мы также считаем, что морфогенез листовой пластинки следует изучать в аспекте морфогенеза листа в целом.

Проведенное нами исследование позволяет осветить особенности морфогенеза и наметить некоторые пути преобразований листьев древесных двудольных. Повышение уровня морфологической организации листа или уровня его морфологического прогресса является следствием поэтапного усложнения его морфогенеза. Морфогенез листа двудольных осуществляется на основе действия одних и тех же процессов (полимеризации, олигомеризации, интеркалярного роста, акро- и базипетального, параллельного и дивергентного способов заложения боковых элементов), но протекающих на каждом последующем этапе на качественно новой основе. Для листа такой основой является организация его зачатка. Морфогенетическая подвижность зачатка листа двудольных, выражающаяся в способности в зависимости от условий формировать в разной степени интегрированные структуры, придает историческому морфогенезу листа адаптивную направленность. Поскольку лист является частью побега, установление пусковых механизмов морфогенетических перестроек зачатка листа возможно, по нашему мнению, лишь на основе изучения морфогенеза побега как структурной единицы растения, в развитии которой преломляется воздействие как эндо-, так и экзогенных факторов. Так как лист в совокупности всех своих элементов является результатом определенных этапов исторического морфогенеза, то многие вопросы сравнительной и эволюционной морфологии следует рассматривать в аспекте становления как его самого, так и побега в целом. В частности, с этих позиций следует решать вопросы как развития проводящей системы собственно пластинки листа, черешка, вопросы нодальной анатомии, так и вопросы морфогенеза (в большей степени гистогенеза) листовой пластинки. Установленные связи между жилкованием листа и морфогенезом позволяют принять уровни морфологической организации за морфогенетическую основу классификации основных типов жилкования.

Анализ типов листьев различных уровней организации показывает, что конечная форма не зависит от того, с прилистниками или без них развивается лист. Тем не менее наличие прилистников, вероятно, способствует увеличению разнообразия путей формирования листа, что приводит к большей разновидности его типов. Наличие аналогичных серий объясняется действием одних и тех же процессов. Так, аналогичные серии образуются и при бази- и при акропетальном заложении боковых элементов, но сопряженных непременно с интеркалярным ростом зачатка листа, а также при базипетальном заложении боковых элементов, но без интеркалярного роста независимо от того, с прилистниками или без них развивается лист.

В свете одного из основных понятий сравнительной морфологии — гомологии — различные типы листьев не являются гомологами. Если исходить из трех критериев гомологии: 1) сходства морфологического плана строения, 2) сходства положения в организме по отношению к другим органам, 3) сходства морфогенеза, — то различные типы листьев могут отвечать только одному критерию — второму, хотя, согласно теломной теории, листья всех типов гомологичны, поскольку исходным органом всегда будет телом.

Морфогенез листа двудольных и в настоящем, и в прошлом определяется одними и теми же процессами, о чем наглядно свидетельствуют данные палеоботаники. Это позволяет использовать данные палеоботанических исследований в реконструкции филоморфогенеза листа. Несмотря на то что основные морфологические типы листьев сформировались уже к концу мелового периода, разные таксоны достигают одного и того же уровня морфологического прогресса различными темпами и разными путями. Сравнение именно морфологических преобразований в ряду форм с учетом их направленности, а не только отдельных признаков разных таксонов должно использоваться в филогенетических построениях (Hecht, 1977, цит. по: Воробьева, 1980; Мейен, 1978).

## ЛИТЕРАТУРА

*Биологический* энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с. — *Воробьева Э. И.* Филогенетические аспекты палеонтологии. — Журн. общ. биологии, 1980, т. 41, № 4, с. 507—521. — *Гендельс Т. В.* Формирование листьев древесных двудольных. — Бот. журн., 1988, т. 73, № 4, с. 553—562. — *Левина Р. Е.* О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974, т. 79, № 1, с. 89—99. — *Мейен С. В.* Основные аспекты типологии организмов. — Журн. общ. биологии, 1978, т. 39, № 4, с. 495—507. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952, с. 314—336. — *Bocher T. W.* Convergence as an evolutionary process. — Bot. J. L. Soc., 1977, vol. 75, N 1, p. 1—19. — *Cusset G.* La morphogénese du limbe des dicotylédones. — Can. J. Bot., 1986, vol. 64, N 12, p. 2807—2839. — *Jeune B.* Morphogénese des feuilles et stipules de *Castanea sativa* Miller. — Bul. Mus. Nat. Hist. Natur., 1982, vol. 4, N 1—2, p. 85—101.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 IV 1988.

---

УДК 581.9 (571.1/.5)

Бот. журн., т. 73, № 11

### Е. А. Карпухина

# ФЛОРА СРЕДНЕЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА РЕКИ НЮДЫ-АДЛЮР-ЕПОКО (СЕВЕРО-ЗАПАД ТАЗОВСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

E. A. KARPUKHINA. FLORA OF THE MIDDLE PART OF THE NYUDY-ADLYUR-EPOKO RIVER BASIN (THE NORTH-WEST OF THE TAZOVSKY PENINSULA)

Приводится список папоротникообразных и семенных растений (129 видов), найденных в среднем течении р. Нюды-Адлюр-Епоко. Дается анализ таксономической структуры, географический и экобиоморфный анализ рассматриваемой конкретной флоры.

Летом 1983 г. автор провела флористические исследования в окрестностях летнего стационара Игарской мерзлотной станции, расположенного в среднем течении р. Нюды-Адлюр-Епоко в 17 км к северо-востоку от пос. Ямбурга. П-ов Тазовский представляет собой один из наименее изученных во флористическом отношении регионов советской Арктики. К настоящему времени были опубликованы списки лишь двух конкретных флор из близлежащих точек — нижнего течения р. Таз (Шишкина, Щербаков, 1982) и среднего течения р. Ныды (Игнатов, 1983). Между тем сейчас ведется интенсивное освоение района в связи с открытием в Ямало-Ненецком автономном округе, в частности на п-ове Тазовский, крупнейших в мире месторождений газа и выявлением здесь же нефтеносных площадей. В связи с развертыванием крупного строительства особое значение приобретает охрана имеющихся природных ресурсов.

Район, охваченный ботаническими исследованиями, представляет собой плоскую, сложенную песками равнину, сравнительно слабо заболоченную и заозеренную, изрезанную сетью оврагов. В системе ботанико-географической зональности изучаемый район может быть отнесен к южным гипоарктическим тундрам (Юрцев и др., 1978). В системе флористического районирования Арктики тех же авторов изучаемый район относится к ямало-гыданской подпровинции европейско-западно-сибирской провинции. Для этой подпровинции характерны общая обедненность и негативное своеобразие флоры. Флора района работ, изученная на площади около 100 км$^2$, что соответствует площади выявления конкретной флоры в понимании А. И. Толмачева (1932, 1974), насчитывает 129 видов сосудистых растений.

Существенной частью флористических исследований явилось выявление характера распределения растений по местообитаниям разных типов, для чего использована методика, предложенная в трудах А. В. Галанина (1977, 1979, 1980). На основе визуальных наблюдений в районе исследований было выявлено 24 типа местообитаний, отличающихся друг от друга по экологическим и ценотическим характеристикам, а именно: по положению в рельефе, характеру почв и увлажнению, набору видов и их соотношению.

Были выделены следующие местообитания: 1) кустарничково-лишайниковые тундры; 2) крупнобугорковатые ерниково-мохово-лишайниковые тундры в небольших понижениях; 3) кочкарные кустарничково-мохово-лишайниковые тундры в небольших понижениях; 4) пушицево-осоково-печеночниковые болота в понижениях на пологих склонах речных террас; 5) кустарничково-сфагновые болотца в основании балок и оврагов; 6) комплексные плоскобугристые болота (заболоченные тундры) в небольших понижениях; 7) ерники морошково-сфагновые в нижних частях пологих склонов балок на спусках к водотокам и на торфяных довольно высоких (30—40 см) берегах озер; 8) кустарничково-сфагновые сообщества на низких плоских берегах озер; для местообитаний 1)—8) характерны тундровые торфяно- или торфянисто-глеевые песчаные почвы (названия почв даны по Ивановой Е. Н., 1962); 9) осоково-моховые сырые ивняки вдоль русел ручьев или временных водотоков в балках; 10) пушицево-осоковые луговины на песчаных наносах вдоль русел временных водотоков от снежников по днищам оврагов; 11) песчаные наносы вдоль русел рек со злаками, осокой водяной и пушицей; 12) прибрежно-водная растительность вокруг зарастающих озер; 13) мелкоосоково-пушицевые болота на плоских берегах озер и на местах заросших озер; 14) осоковые и осоково-сабельниковые болота вокруг зарастающих озер по днищам балок; почвы местообитаний 12)—14) торфянисто-или торфяно-глеевые песчаные; 15) сухие речные террасы и пологие береговые склоны с лишайниковыми тундрами на неразвитых песчаных почвах; 16) пятнистые тундры на перегибах береговых склонов на песчаных скрытоподзолистых иллювиально-гумусовых почвах; 17) участки лиственничных редколесий на верхних частях береговых склонов на песчаных скрытоподзолистых иллювиально-гумусовых почвах; 18) кустарничковые тундры в верхних частях задернованных песчаных береговых склонов и склонов балок на неразвитых песчаных почвах; 19) крутые осыпающиеся склоны оврагов и береговые склоны с луговинами на песчаных неразвитых почвах; 20) ольховники на крутых, высоких песчаных береговых склонах преимущественно южной экспозиции на скрытоподзолистых иллювиально-гумусовых песчаных почвах; 21) ерники разнотравно-моховые и разнотравно-мохово-лишайниковые в нижних и средних частях пологих склонов и береговых склонов на иллювиально-гумусовых слабооподзоленных песчаных почвах; 22) ерники можжевеловые на береговых склонах на иллювиально-гумусовых слабооподзоленных песчаных почвах; 23) пойменные ивняки с изреженным травяно-мохово-лишайниковым покровом на наиболее сухих летом участках в поймах рек, для которых характерно длительное воздействие текучих вод весной (почвы аллювиально-дерново-глеевые); 24) пойменные ивняки разнотравно-луговые на пологих, относительно более влажных летом участках в поймах рек со сплошным травяно-мохово-лишайниковым покровом на аллювиально-дерново-глеевых песчаных почвах.

Ниже приводится список папоротникообразных и семенных растений, встреченных летом 1983 г. в окрестностях стационара Игарской мерзлотной станции, с номерами местообитаний, где растение встречается. Местообитания, для растительных сообществ которых вид является более или менее константным (с константностью не ниже 20 %), выделены курсивом. Виды приводятся по семействам и родам в порядке системы Энглера, принятой в сводках «Флора СССР» и «Арктическая флора СССР», а в пределах рода — по алфавиту. Все названия даны по сводке «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981).

1. *Equisetum arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. 7, *11*, 15, *16*, *17*, *18*, *19*, *21*, *23*, *24*.
2. *E. pratense* Ehrh. 11, *17*, 19, *20*, *21*, *22*, *24*.
3. *Lycopodium clavatum* L. subsp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Selander. 24.
4. *L. pungens* (Desv.) La Pyl. ex Kom. 6, 7, 21.
5. *Diphasium alpinum* (L.) Rothm. 19, 21, 22, 24.
6. *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. 21.
7. *Larix sibirica* Ledeb. *17*.
8. *Juniperus sibirica* Burgsd. 17, *22*.
9. *Sparganium affine* Schnizl. 12.
10. *S. hyperboreum* Laest. 12.
11. *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. *15*, *16*, *18*, 19, 21.
12. *Alopecurus pratensis* L. Единственное местонахождение на песке на прирусловом валу.
13. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. *1*, 2, 3, 8, 10, 23.
14. *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn. 7, 8, 9, 14, *18*, *19*, 20, 21, *23*.
15. *C. langsdorffii* (Link) Trin. 1, 9, 15, 19, 21, *24*.
16. *Deschampsia glauca* C. Hartm. 19.
17. *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. 15, *19*, 23, 24.
18. *Poa alpigena* (Blytt.) Lindm. s. str. *17*, 19, *20*, *21*, *22*, 23.
19. *P. alpigena* (Blytt.) Lindm. var. *colpodea* (Th. Fries) Soland. На нарушенных участках, старом буровом растворе.
20. *P. arctica* R. Br. *24*.
21. *Arctophila fulva* (Trin.) Andress. 10, 11, *12*, 14.
22. *Festuca ovina* L. 15, *17*, *18*, *19*, *20*, *21*, *23*, *24*.
23. *F. cryophila* V. Krecz. et Bobr. 15, 16, *18*, *19*, 23.
24. *Eriophorum angustifolium* Honck. 2, *6*, *8*, *12*, *13*, *14*.
25. *E. russeolum* Fries *6*, *13*, *14*.
26. *E. scheuchzeri* Hoppe *10*, *11*, *12*, 14, 18, 24.
27. *E. vaginatum* L. *1*, *2*, *3*, *4*, 5, *6*, *7*, 8, 14.
28. *Eleocharis quinqueflora* (F. X. Hartm.) O. Schwarz 3.
29. *Carex concolor* R. Br. (*C. stans* Drej., *C. aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult.) *2*, 4, 5, 6, 7, *8*, *9*, *10*, *11*, *12*, *13*, *14*, 19, *23*, *24*.
30. *C. arctisibirica* (Jurtz.) Czer. *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, *15*, *16*, 19, 21, 22, *23*, 24.
31. *C. chordorrhiza* Ehrh. *6*, *8*, *12*, *13*, *14*.
32. *C. cinerea* Poll. (*C. canescens* auct.) 24.
33. *C. globularis* L. *2*, *7*, 8, 9.
34. *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, *13*, *14*.
35. *C. rotundata* Wahlenb. *1*, 2, *3*, *4*, *6*, 7, 12, *13*, *14*.
36. *C. tripartita* All. *19*, 23.
37. *C. vaginata* Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. 23.
38. *Juncus castaneus* Smith 16.
39. *J. trifidus* L. 19, 21, 23, 24.
40. *Luzula confusa* Lindeb. 15, *16*, 19, 21.
41. *L. multiflora* (Retz.) Lej. 14, 18, 23, *24*.
42. *L. wahlenbergii* Rupr. 4, *5*, 6, *7*, *8*, 24.
43. *Tofieldia coccinea* Richards. *15*, *16*, *17*, *18*.
44. *Veratrum lobelianum* Bernh. 8, *20*, *21*, 22, *23*, *24*.
45. *Corallorhiza trifida* Châtel. 24.

46. *Salix glauca* L. *1*, *2*, 4, *5*, 6, *7*, *8*, *9*, 10, 11, 13, 14, *18*, *19*, *21*, *22*, *23*, *24*.
47. *S. hastata* L. 7, *9*, 14, 23.
48. *S. lanata* L. 8, *23*, *24*.
49. *S. lanata* L. × *S. phylicifolia* L. Однажды найдена в пойменном ивняке (№ 9).
50. *S. myrtilloides* L. *1*, *3*, *4*, 6, 7, *8*, 14.
51. *S. nummularia* Anderss. *15*, *16*, *17*, *18*, *19*, 21, 22, 23.
52. *S. phylicifolia* L. 20.
53. *S. pulchra* Cham. *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, 7, 8, *9*, 14, 19, 21, *23*, *24*.
54. *S. reptans* Rupr. 19, *23*.
55. *Betula nana* L. *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, 13, 14, *15*, *16*, *18*, *19*, *21*, *22*, *23*, *24*.
56. *B. tortuosa* Ledeb. 17, 19.
57. *B. tundrarum* Perf. 5, 15, *20*, *21*.
58. *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar *20*, 23.
59. *Rumex graminifolius* Lamb. 19, 23.
60. *R. thyrsiflorus* Fingerh. 17, *19*, 21, 22, 23.
61. *Polygonum bistorta* L. 5, 7, *15*, *16*, *18*, 19, *21*, 22, *24*.
62. *P. laxmannii* Lepech. *15*, 16, *17*, *19*, 21, 23.
63. *P. viviparum* L. 2, 5, *7*, 8, *19*, 21, 23, *24*.
64. *Stellaria crassifolia* Ehrh. 16. На нарушенных участках.
65. *S. peduncularis* Bunge 2, 15, *19*, *20*, 24.
66. *Cerastium arvense* L. 17, *19*, 23.
67. *Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf. *15*, 16.
68. *Arenaria stenophylla* Ledeb. (*Eremogene saxatilis* (L.) Ikonn.) 15, *17*, *18*, *19*, 22.
69. *Gastrolychnis angustiflora* Rupr. На перевеваемых песках. 10.
70. *Dianthus repens* Willd. *17*, *18*, *19*, *22*, 24.
71. *Trollius asiaticus* L. *23*.
72. *Ranunculus borealis* Trautv. 21, 23.
73. *R. glabriusculus* Rupr. *24*.
74. *R. lapponicus* L. 24.
75. *R. pallasii* Schlecht. *12*, 13, 14.
76. *R. pygmaeus* Wahlenb. 24.
77. *Rorippa palustris* (L.) Bess. Нарушенные участки у старых буровых.
78. *Parnassia palustris* L. *9*, 21, *23*, 24.
79. *Rubus arcticus* L. 9, 19, 20, 21, *22*, *24*.
80. *R. chamaemorus* L. *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, 9, 14, 21, *24*.
81. *Comarum palustre* L. *7*, 8, *9*, *10*, *12*, *13*, *14*, *23*, 24.
82. *Sibbaldia procumbens* L. *23*.
83. *Rosa acicularis* Lindl. *19*.
84. *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch. 18, *19*.
85. *Geranium albiflorum* Ledeb. 24.
86. *Empetrum androgynum* V. Vassil. (*E. subholarcticum* V. Vassil.) *3*, 4, *5*, 6, 8, *15*, *16*, *17*, *18*, *19*, 21, *22*, 23, 24.
87. *Viola biflora* L. 24.
88. *V. epipsiloides* A. et D. Löve 8, *9*, 10, 14, *20*, *21*, 22, *23*, *24*.
89. *V. palustris* L. 19.
90. *Chamerion angustifolium* (L.) Holub *19*, 21, 22.
91. *Epilobium palustre* L. 8, 12, 14.
92. *Hippuris vulgaris* L. 12, 14.
93. *Pyrola minor* L. 8, 21, *24*.
94. *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, *9*, *15*, *16*, *17*, *18*, *19*, *20*, *21*, 23, 24.

95. *Andromeda polifolia* L. *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, 9, *13*, 14, *23*.
96. *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench 3, 6, 8.
97. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu 6, *15*, *16*, *17*, *18*, 19, 21, 23, 24.
98. *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. 17, 18.
99. *Vaccinium myrtillus* L. 20, 21, *22*, *24*.
100. *V. uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, 7, *8*, *9*, *15*, *16*, *17*, *18*, *19*, 20, *21*, *22*, *23*, *24*.
101. *V. vitis-idaea* L. *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, *16*, *17*, *18* ,*19*, 20, *21*, *22*, *24*.
102. *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. *5*, *6*, *7*, *8*, 9, 13, 14.
103. *Trientalis europaea* L. *24*.
104. *Armeria scabra* Pall. ex Schult. (*A. arctica* (Cham.) Wallr.) 15, *19*.
105. *Menyanthes trifoliata* L. *12*, 14.
106. *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult. 2, 23, *24*.
107. *P. boreale* Adam *15*, *17*, *19*.
108. *P. caeruleum* L. *20*.
109. *Myosotis palustris* Lam. 20.
110. *Thymus reverdattoanus* Serg. s. str. *15*.
111. *Pedicularis hyperborea* Vved. 8.
112. *P. labradorica* Wirsing. *1*, *4*, 5, *6*, *7*, 8, 15, 18, 21.
113. *P. lapponica* L. *2*, *3*, *4*, *5*, 6, 7, 8, 16, 21, 24.
114. *P. sudetica* Willd. s. l. 1, 2, 3, 4, *6*, *8*, 9, 10, 13, 14, 23.
115. *Pinguicula villosa* L. 4, *5*, *7*, 8.
116. *Linnaea borealis* L. 17, 19, 21, *22*, 24.
117. *Campanula rotundifolia* L. *15*, *16*, *17*, *18*, *19*, *20*, 21, 22.
118. *Solidago virgaurea* L. *19*, *20*, *21*, *22*, *23*, *24*.
119. *Erigeron borealis* (Vierh.) Simm. 4, *19*.
120. *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. 15, *17*, 18, *19*, 21, *22*, *23*, 24.
121. *A. villifera* Boriss. *15*, 16, 17, *18*, *19*, 21, 23, 24.
122. *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip. *15*, *17*, *19*, 20, *21*, 22, *23*, *24*.
123. *Artemisia tilesii* Ledeb. 11, *20*, 21.
124. *Nardosmia frigida* (L.) Hook. (*Petasites frigidus* (L.) Cass.) 2, 12, 24.
125. *Senecio congestus* (R. Br.) DC. На старом буровом растворе.
126. *Taraxacum officinalis* Wigg. 24.
127. *Crepis nigrescens* Pohle 17, 18, 19, 21, 24.
128. *Hieracium alpinum* L. *19*, 23.
129. *Hieracium* sp. (sect. *Vulgata* Fries) 9.

Аналогичные бедные флоры описаны для Ямала О. В. Ребристой (1976) и для среднего течения р. Ныды М. И. Игнатовым (1983) — по 120—170 видов. Бедность флоры среднего течения р. Нюды-Адлюр-Епоко усугубляется удаленностью от крупных рек Обской иТазовской губ, где видовой состав, как показали наши наблюдения и наблюдения Л. П. Шишкиной и А. В. Щербакова (1982), гораздо богаче. Отмеченные нами 129 видов относятся к 37 семействам и 78 родам. Преобладающими (по числу видов) десятью семействами являются следующие :*Cyperaceae* — 14, *Poaceae* и *Asteraceae* — по 12, *Ericaceae* и *Salicaceae* — по 9, *Caryophyllaceae* — 8, *Ranunculaceae* — 6, *Juncaceae*, *Rosaceae* и *Polygonaceae* — по 5 видов. Таким образом, на 10 ведущих семейств приходится 86 видов (66 %).

Преобладание семейств *Cyperaceae*, *Poaceae* и *Asteraceae*, почти не отличающихся по числу видов, а также существенная роль сем. *Caryophyllaceae* и незначительная *Brassicaceae* и *Saxifragaceae* свидетельствуют о принадлежности изучаемой флоры к группе гипоарктических (по типологии флор Восточно-Европейской Арктики, предложенной Ребристой, 1976). Характерной чертой гипоарктических и арктических флор в отличие от бореальных является отмеченное нами для изучаемой флоры большое количество одновидовых семейств (почти 50 %) и родов (около 70 %).

Таблица 1

Соотношение долготных и широтных географических групп в изучаемой флоре

| Широтные группы | Долготные группы | | | | | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | циркумполярные | евразиатские | сибирские | европейские | азиатско-американские | |
| **Бореальные** | 21<br>16.4 | 18<br>14.0 | 4<br>3.1 | 3<br>2.4 | — | 46<br>35.9 |
| Гипоарктические | 21<br>16.4 | 4<br>3.1 | 6<br>4.7 | 4<br>3.1 | 2<br>1.6 | 37<br>28.9 |
| Арктические | 13<br>10.1 | 4<br>3.1 | 5<br>3.9 | 2<br>1.6 | — | 25<br>19.8 |
| Арктоальпийские | 11<br>8.6 | 5<br>3.9 | 1<br>0.7 | 1<br>0.7 | 1<br>0.7 | 19<br>14.8 |
| Всего во флоре | 66<br>52.3 | 31<br>24.1 | 16<br>12.6 | 10<br>7.8 | 3<br>2.4 | 127<br>100 |

Примечание. В числителе — число видов в группе, в знаменателе — то же в процентах.

Для выявления специфических особенностей флоры был проведен географический анализ флоры по методу биогеографических координат (Юрцев, 1968). Для каждого вида определяли биогеографическую «широту» и «долготу» по литературным данным. За основу была взята классификация А. И. Толмачева (1932). Распределение видов по основным географическим группам показано в табл. 1.

Соотношение широтных элементов указывает на принадлежность изучаемой флоры к группе гипоарктических флор, причем по составу широтных элементов

ТАБЛИЦА 2

Соотношение жизненных форм в изучаемой флоре, %

| Жизненная флора | Вся флора |
|---|---|
| Деревья | 0.8 (1) |
| Кустарники | 8.5 (11) |
| Кустарнички | 11.5 (15) |
| Травянистые поликарпики: | |
| стержнекорневые | |
| собственно стержнекорневые | 9.3 (12) |
| стелющиеся | 1.5 (2) |
| корнеотпрысковые | 1.5 (2) |
| длиннокорневищно-стержнекорневые | 1.5 (2) |
| всего стержнекорневых | 13.8 (18) |
| длиннокорневищные | 33.8 (44) |
| ползучие | 4.6 (6) |
| столонообразующие | 0.8 (1) |
| короткокорневищные | |
| рыхлодерновинные | 4.6 (6) |
| кистекорневые | 14.7 (19) |
| корневищно-клубневые | 1.5 (2) |
| всего короткокорневищных | 20.8 (27) |
| плотнодерновинные | 4.6 (6) |
| сапрофиты | 9.8 (1) |
| всего травянистых растений | 79.2 (103) |

Примечание. Цифры в скобках обозначают число видов. Корнеотпрысковые и длиннокорневищно-стержнекорневые виды включены в группы стержнекорневых.

наша флора ближе к северным гипоарктическим, чем к южным (на бореальную фракцию приходится менее 70 % всей флоры, а на арктическую более 30 %).

Сравнительно небольшое число гипоарктических видов (37 — 28.9 %) по сравнению с бореальными (46 — 35.9 %) и с видами арктической фракции (46 — 35.9 %) не противоречит отнесению флоры к группе гипоарктических, поскольку (хотя арктические и бореальные флоры характеризуются большим видовым богатством) гипоарктические обладают большей активностью, в особенности на водоразделах.

Среди долготных групп преобладают циркумполярные виды. Ценотическая роль циркумполярных видов и других видов с широким распространением выше, чем большинства европейских и сибирских.

Особое внимание было уделено анализу экобиоморфного состава флоры. Для разделения флоры по группам жизненных форм была использована схема, предложенная Т. Г. Полозовой (1978, 1981). Экобиоморфы сосудистых растений нашей флоры были изучены при анализе собранных гербарных образцов. Распределение видов по группам жизненных форм показано в табл. 2.

В целом нами был получен типичный для гипоарктической флоры спектр жизненных форм с несколько повышенной ролью деревянистых растений и длиннокорневищных трав.

## ЛИТЕРАТУРА

*Галанин А. В.* Анализ распределения растений по типам местообитаний (на примере равнинно-горного ландшафта среднего течения р. Рау-Чуа, Западная Чукотка). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1079—1100. — *Галанин А. В.* Экотопологическая структура флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 10, с. 1401—1414. — *Галанин А. В.* Флора и растительность Усть-Чаунского биологического стационара. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 9, с. 1174—1187. — *Иванова Е. Н.* Некоторые закономерности строения почвенного покрова в тундре и лесотундре побережья Обской губы. — В кн.: О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 49—116. — *Игнатов М. С.* Флора среднего течения р. Ныды. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1644—1650. — *Полозова Т. Г.* Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 114—143. — *Полозова Т. Г.* Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры. — В кн.: Жизненные формы, структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981, с. 265—280. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1966. 334 с. — *Ребристая О. В.* К изучению флоры полуострова Ямал. — В кн.: Биологические проблемы Севера. VII симпозиум, Ботаника. (Тез. докл.). Петрозаводск, 1976, с. 185—187. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. 1. — В кн.: Труды полярной комиссии. Вып. 8. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, с. 1—126. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шишкина Л. П.*, *Щербаков А. В.* О флоре нижнего течения р. Таз. — В кн.: Жизнь Земли. Сб. Музея землеведения МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1982, № 17, с. 84—92. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с. — *Юрцев Б. А.*, *Толмачев А. И.*, *Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104.

Московский государственный университет. Получено 3 VI 1987.

УДК 582.475.4 : 634.948 (571.62)

С. С. Веретенников, Н. В. Куприянов

# СОСНОВЫЕ ЛЕСА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ (ЮДОМО-МАЙСКОЕ НАГОРЬЕ)

S. S. VERETENNIKOV, N. V. KUPRIYANOV. PINE FORESTS OF THE NORTHERN PART OF THE KHABAROVSK TERRITORY (THE YUDOMO-MAISKOYE UPLAND)

Дается геоботаническая характеристика малоизученных сосновых лесов близ северо-восточной границы ареала сосны обыкновенной. Впервые разработана схема эколого-фитоценотических рядов сосняков, приводятся таксационные показатели древостоев.

Настоящая статья является итогом работы, выполненной ботаниками Горьковского государственного университета [1] совместно с Поволжским лесоустроительным предприятием «Леспроект» в 1980—1981 гг., по исследованию лесной растительности центральной и северо-западной частей Аяно-Майского административного района, расположенного на севере Хабаровского края. Ранее были опубликованы материалы, касающиеся самой распространенной в этом регионе формации лиственничных лесов (Куприянов и др., 1987). В целом растительность этой труднодоступной и обширной территории изучена весьма слабо (Стариков, 1961; Манько и др., 1971), тогда как для прилегающих областей известны обстоятельные сводки Л. Н. Тюлиной (1959, 1962), Б. А. Юрцева (1964, 1968), А. И. Уткина (1965), С. Д. Шлотгауэр (1978).

Леса из *Pinus sylvestris* L. в изучаемом районе (всего нами обследовано 4.1 млн га) занимают, по данным лесоустройства 1981 г., 14.5 % лесопокрытой площади. Это существенно выше указываемого Ю. И. Манько с соавторами (1971) значения — 2 %. В Центральной Якутии, лежащей значительно западнее, сосняки занимают всего 6 % лесопокрытой площади (Уткин, 1965), а в бассейне р. Уды, к югу от описываемого района — менее 1 % (Доронина, 1967). Сосновые леса в этом районе произрастают вблизи северо-восточной границы ареала сосны обыкновенной, поэтому они представляют особый интерес для фитоценотического изучения.

Природные условия района исследований и методика работ описаны нами ранее (Куприянов и др., 1987). Основой изучения растительности послужили 9 геоботанических профилей общей протяженностью более 120 км, а также 80 пробных площадей, 35 из которых заложены в сосновых лесах. В целом для каждой из выделенных ассоциаций сделано не менее 5 описаний растительных сообществ, а для наиболее распространенных — по 15—20.

Для сосновых лесов Юдомо-Майского нагорья характерно большое фитоценотическое разнообразие. Нами выделена 21 ассоциация сосняков, объединяемых в 6 групп, что превышает разнообразие лиственничников, хотя последние занимают 85 % лесопокрытой площади (20 ассоциаций, 4 группы). Манько с соавторами (1971) для этого же района выделяют 7 типов сосняков. Тюлина (1959, 1962) в среднем и нижнем течениях рек Юдомы, Учура и в низовьях р. Маи отмечает 10—14 типов сосняков. По данным Уткина (1965), в Центральной Якутии сосняки довольно однообразны и представлены одной группой типов леса — сосняками толокнянковыми.

Значительная часть сосновых лесов произрастает в горах на маломощных перегнойно-карбонатных скелетных суглинистых или супесчаных почвах. Приурочены они исключительно к «теплым» склонам (южным, реже западным и восточным), иногда к вершинам горных увалов. Небольшие площади занимают сосняки в долинах рек на древних аллювиальных отложениях.

---

[1] В полевых исследованиях принимал участие Г. А. Ануфриев.

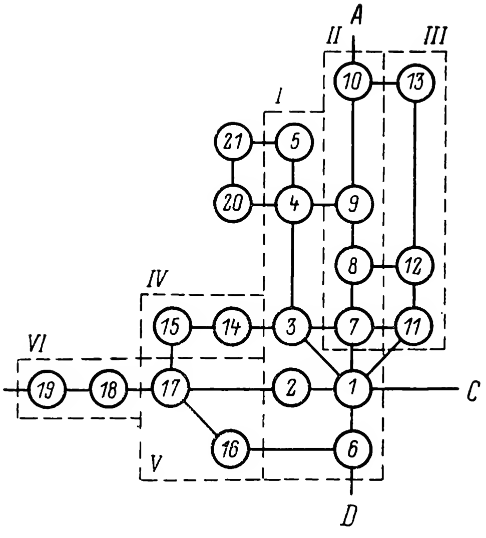


Схема эколого-фитоценотических рядов сосновых лесов.

Группы ассоциаций: *I* — сосняки брусничные, *II* — с. лишайниковые, *III* — с. лимнасовые, *IV* — с. ерниковые, *V* — с. багульниковые, *VI* — с. сфагновые. Ассоциации: *1* — с. брусничный, *2* — с. багульниково-брусничный, *3* — с. ерниково-брусничный, *4* — с. рододендроново-брусничный, *5* — с. стланикого-брусничный, *6* — с. зеленомошно-брусничный, *7* — с. бруснично-лишайниковый, *8* — с. толокнянково-лишайниковый, *9* — с. рододендроново-лишайниковый, *10* — с. лимнасово-лишайниковый, *11* — с. бруснично-лимнасовый, *12* — с. толокнянково-лимнасовый, *13* — с. редкотравно-лимнасовый, *14* — с. бруснично-ерниковый, *15* — с. багульниково-ерниковый, *16* — с. зеленомошно-багульниковый, *17* — с. голубично-багульниковый, *18* — с. багульниково-сфагновый, *19* — с. ерниково-сфагновый, *20* — с. рододендроновый, *21* — с. стланиковый. *AD* — ось богатства почвы, *BC* — ось влажности почвы. Сплошными линиями показаны генетические связи ассоциаций, пунктиром — границы групп ассоциаций.

Поскольку основными факторами, влияющими на формирование сосняков, являются богатство и влажность почв, мы составили схему эколого-фитоценотических рядов (см. рисунок). Расположение ассоциаций носит более сложный многомерный характер, чем в известной схеме В. Н. Сукачева (1972) для равнинных сосняков европейской части страны. Это связано с тем, что в горных условиях возрастает влияние таких факторов, как положение в рельефе (экспозиция и крутизна склона, высота над уровнем моря), мощность и механический состав почвы, глубина залегания вечной мерзлоты. Тем не менее составленная схема дает возможность проследить зависимость сосновых лесов от основных экологических факторов и генетические связи между ассоциациями.

Центральное место принадлежит группе сосняков брусничных (Pineta vacciniosa), которые широко распространены по склонам невысоких горных увалов небольшой крутизны (5—10°) южной, западной и восточной экспозиций, по распадкам между ними (абсолютные высоты 400—850 м над ур. м.) и иногда в речных долинах. Почвы горно-таежные, карбонатные, свежие, маломощные, хорошо дренированные. Преобладающий возраст древостоев 100—150 лет (иногда до 200—250 лет), бонитет V—Va классов, сомкнутость крон 0.4—0.5. В составе древостоя нередка лиственница (до 30—40 %) (см. таблицу). Возобновление без смены пород, кроме ассоциации сосняков багульниково-брусничных (Pinetum ledoso-vacciniosum), произрастающих на восточных склонах, где велико влияние формации лиственничников и наблюдаются иногда после пожаров кратковременные смены сосны на *Betula platyphylla* Sukacz. Кроме этой ассоциации, в пределах группы (в зависимости от состава и степени развития подлеска) дифференцируются 5 ассоциаций: сосняк брусничный (Pinetum vacciniosum), с. ерниково-брусничный (P. middendorffii betuloso-vacciniosum), с. рододендроново-брусничный (P. rhododendroso-vacciniosum) — наиболее распространенная ассоциация в группе, с. стланиково-брусничный (P. pumilae pinoso-vacciniosum) и с. зеленомошно-брусничный (P. hylocomioso-vacciniosum). Сообщества ассоциации сосняк брусничный приурочены к нижним хорошо увлажненным и дренированным частям склонов и характеризуются относительно высокой полнотой древостоя (около 0.8) и слабым развитием подлеска (сомкнутость полога 0.1—0.2). Выше по склонам полнота древостоя уменьшается до 0.7—0.6, а густота подлеска несколько увеличивается (до сомкнутости 0.3—0.4), причем наблюдается закономерная смена доминантов: *Betula middendorffii* Trautv. et Mey. — *Rhododendron dauricum* L. — *Pinus pumila* (Pall.)

Таксационная характеристика древостоев некоторых пробных площадей сосновых лесов

| Номер пробной площади | Название ассоциации | Состав | Возраст, лет | Бонитет | Полнота | Средние | | На 1 га | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | высота, м | диаметр, см | число стволов, шт. | запас, м³ |
| 2 | Сосняк брусничный | 7 С 3 Л | 254 | V | 0.84 | 16.0 | 21.0 | 720 | 195 |
| 78 | С. багульниково-брусничный | 6 С 4 Л | 138 | V | 0.79 | 16.0 | 22.7 | 970 | 189 |
| 49 | С. ерниково-брусничный | 10 С, ед. Л | 83 | V | 0.71 | 12.5 | 14.0 | 1220 | 123 |
| 68 | С. рододендроново-брусничный | 7 С 3 Л+Е | 187 | V | 0.69 | 16.5 | 23.4 | 460 | 198 |
| 73 | С. стланиково-брусничный | 9 С 1 Л | 85 | Va | 0.67 | 10.4 | 12.0 | 1570 | 100 |
| 71 | С. зеленомошно-брусничный | 9 С 1 Л | 160 | V | 0.47 | 16.5 | 20.5 | 530 | 150 |
| 63 | То же | 7 С 3 Л, ед. Е | 158 | V | 0.59 | 15.0 | 19.7 | 590 | 134 |
| 24 | » » | 7 С 3 Л, ед. Е | 220 | V | 0.68 | 14.5 | 20.0 | 620 | 144 |
| 15 | С. бруснично-лишайниковый | 9 С 1 Л | 108 | V | 0.79 | 16.0 | 16.5 | 1120 | 206 |
| 9 | С. толокнянково- лишайниковый | 10 С | 105 | V | 0.70 | 13.5 | 17.0 | 800 | 132 |
| 29 | С. рододендроново-лишайниковый | 9 С 1 Л | 180 | V | 0.72 | 17.5 | 19.5 | 850 | 234 |
| 33 | С. лимнасово-лишайниковый | 8 С 2 Л | 237 | V | 0.66 | 17.2 | 23.2 | 570 | 230 |
| 18 | С. бруснично-лимнасовый | 7 С 3 Л, ед. Б | 100 | IV | 0.59 | 17.0 | 20.5 | 600 | 155 |
| 22 | То же | 8 С 2 Л, ед. Б | 155 | IV | 0.93 | 19.4 | 24.5 | 660 | 260 |
| 12 | » » | 8 С 2 Л | 200 | IV | 0.90 | 19.0 | 24.0 | 600 | 263 |
| 6 | С. толокнянково-лимнасовый | 8 С 2 Л | 69 | III | 0.78 | 16.0 | 17.0 | 1000 | 194 |
| 32 | С. редкотравно-лимнасовый | 7 С 3 Л | 146 | V | 0.70 | 17.4 | 20.3 | 620 | 223 |
| 48 | С. бруснично-ерниковый | 9 С 1 Л | 78 | IV | 0.62 | 16.3 | 17.5 | 760 | 145 |
| 61 | То же | 6 С 4 Л+Е | 110 | IV | 0.63 | 17.0 | 17.3 | 750 | 170 |
| 50 | » » | 8 С 2 Л | 275 | IV | 0.61 | 19.5 | 29.0 | 300 | 175 |
| 55 | » » | 7 С 3 Л | 106 | IV | 0.92 | 16.5 | 17.5 | 790 | 221 |
| 26 | С. багульниково-ерниковый | 9 С 1 Л | 240 | V | 0.56 | 16.5 | 22.5 | 490 | 170 |
| 66 | С. зеленомошно-багульниковый | 7 С 3 Л | 124 | V | 0.60 | 14.1 | 17.9 | 640 | 143 |
| 67 | С. голубично-багульниковый | 6 С 4 Л | 160 | V | 0.56 | 17.1 | 17.7 | 640 | 165 |
| 74 | С. багульниково-сфагновый | 8 С 2 Л | 83 | Va | 0.43 | 7.9 | 9.5 | 1460 | 59 |
| 47 | С. рододендроновый | 10 С, ед. Л | 161 | IV | 0.54 | 19.5 | 28.0 | 280 | 158 |
| 16 | То же | 10 С+Л | 99 | IV | 0.99 | 17.8 | 18.5 | 1110 | 279 |
| 4 | » » | 8 С 2 Л | 108 | IV | 0.82 | 17.0 | 22.5 | 620 | 194 |
| 30 | » » | 8 С 2 Л | 148 | IV | 0.71 | 18.2 | 25.0 | 560 | 243 |

Regel. В подлеске встречаются также *Alnus fruticosa* Rupr., *Spiraea media* Franz Schmidt, *Rosa acicularis* Lindl., *Cotoneaster melanocarpa* Lodd., *Sorbus sibirica* Hedl., *Juniperus sibirica* Burgsd.

Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 40—60 %, из них *Vaccinium vitis-idaea* L. — 30—50 %. Кроме нее, для сосняков этой группы характерны *Ledum macrophyllum* Tolm., *L. palustre* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Arctous erythrocarpa* Small, *Pulsatilla multifida* (Pritz.) Juz., *Dryas punctata* Juz., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Tofieldia cernua* Smith, *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Lycopodium clavatum* L.

Мохово-лишайниковый покров выражен обычно слабо, покрытие его 10—20 %, за исключением сосняка зеленомошно-брусничного, где мхи покрывают 40 % почвы (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum scoparium* Hedw., *D. polysetum* Sw., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, *Polytrichum piliferum* Hedw., *P. juniperinum* Hedw., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.). Сообщества зеленомошно-брусничной ассоциации встречаются на древних аллювиальных отложениях и занимают ровные гривы среди ерниково-кочкарных болот. Особенностью этих сосняков является высокое покрытие травостоя (80 %).

Группа сосняков лишайниковых (Pineta cladinosa) генетически связана с сосняками брусничными и часто встречается на высоте 450—850 м над ур. м. Сосняки этой группы приурочены к слабоувлажненным верхним частям склонов чаще восточной и западной экспозиций, иногда даже к нижним частям склонов, крутизна которых в этом случае не менее 20—30°, встречаются и на переходных террасах. Помимо сосны, в древостое — небольшое количество лиственницы, отдельными группами попадается *Populus tremula* L. Полнота 0.4—0.6, редко 0.8, продуктивность V—Va классы бонитета. Возраст хвойных пород до 200—250 лет, осины — 50—60 лет. Подрост редкий, но в местах с преобладанием в подлеске *Rhododendron dauricum* возобновление сосны под пологом леса значительно лучше. Подлесок редкий или средней густоты из *Rhododendron dauricum*, *Spiraea media*, *Alnus fruticosa*, *Pinus pumila*, *Rosa acicularis*. Травяно-кустарничковый покров развит неравномерно, пятнами, но видовое разнообразие велико: *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Limnas stelleri* Trin., *Dryas punctata*, *Empetrum nigrum* L., *Arctous erythrocarpa*, *Leontopodium antennarioides* Socz., *Pulsatilla davurica* (Fisch.) Spreng., *Zygadenus sibiricus* (L.) A. Gray, *Sanguisorba officinalis* L., *Cypripedium guttatum* Sw.

Покров из зеленых мхов отсутствует или слабо развит. Характерны лишайники, проективное покрытие которых 60—80 %, — *Cladina rangiferina* (L.) Harm., *C. arbuscula* (Wallr.) Halect W. Culb, *C. stellaris* (Opiz) Brodo, *Cladonia deformis* Hoffm., *C. coccifera* (L.) Willd., *Stereocaulon tomentosum* Fr., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *C. cucullata* (Bellardi) Ach., *Peltigera malacea* (Ach.) Funk.

В пределах группы в зависимости от доминантов нижних ярусов выделены следующие ассоциации (по мере увеличения сухости экотопов): сосняк брусничнo-лишайниковый (Pinetum vaccinioso-cladinosum), с. толокнянково-лишайниковый (P. arctostaphyloso-cladinosum), с. рододендроново-лишайниковый (P. rhododendroso-cladinosum) и с. лимнасово-лишайниковый (P. limnoso-cladinosum).

Наиболее плодородные участки карбонатных суглинистых почв занимают сообщества одной из распространенных групп ассоциаций — сосняки лимнасовые (Pineta limnosa), генетически тесно связанные с сосняками лишайниковыми, а через сосняки бруснично-лимнасовые (Pinetum vaccinioso-limnosum) и с сосняками брусничными. На широкое распространение лимнасовых сосняков указывают также Манько с соавторами (1971), Тюлина (1959), тогда как в Центральной Якутии они занимают небольшие площади (Уткин, 1965). Это наиболее продуктивные древостои, относящиеся к IV—V классам бонитета, а молодняки и средневозрастные могут развиваться и в пределах III класса.

Весьма интересна, на наш взгляд, из этой группы ассоциация сосняк редкотравно-лимнасовый (Pinetum sparsoherboso-limnosum), сообщества которой распространены по крутым (35—45°), сухим, хорошо освещенным склонам. Характерно, что 60—70 % поверхности занимают в этих сосняках скальные обнажения или каменистые россыпи. Однако на каменистых уступах и в расселинах скал формируется сравнительно плодородная щебнистая почва мощностью до 50 см. Сомкнутость крон древостоя небольшая — 0.3—0.5; кроме *Pinus sylvestris*, в его составе 10—30 % *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., единично *Betula platyphylla*, *Populus tremula*. Производительность — V класс бонитета. Подрост редкий, иногда средней густоты. Подлесок и травяной покров богаты видами, но развиты слабо. Сомкнутость полога подлеска 0.1—0.2, в его составе *Spiraea media*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Juniperus sibirica*, *Pinus pumila*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 10—20 %, здесь отмечены *Limnas stelleri*, *Pulsatilla multifida*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctous erythrocarpa*, *Dryas punctata*, *Cypripedium guttatum*, *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Thalictrum minus* L., *Th. foetidum* L., *Saxifraga spinulosa* Adams, *Leontopodium antennarioides* Socz., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Thymus amurensis* Klok., *Dendranthema zawadskii* (Herb.) Tzvel. Моховой и лишайниковый покровы — небольшими пятнами. На камнях характерны накипные лишайники.

Две другие ассоциации этой группы — сосняк бруснично-лимнасовый и с. толокнянково-лимнасовый (Pinetum arctostaphyloso-limnosum) — встречаются в несколько более влажных условиях на менее крутых (10—20°) склонах с абсолютной высотой 350—650 м над ур. м. В подлеске, помимо перечисленных видов, отмечены *Rhododendron dauricum*, *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, а в лучше развитом травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие 60—70 %) фон создают, кроме *Limnas stelleri*, еще и *Vaccinium vitis-idaea* или *Arctostaphylos uva-ursi*.

В эколого-фитоценотическом ряду В по мере увеличения влажности почвы группа сосняков брусничных сменяется сосняками багульниковыми (Pineta ledosa), включающими 2 ассоциации. Леса этой группы встречаются небольшими массивами по западинам или днищам неширокиx ложбин (ассоциация сосняк зеленомошно-багульниковый — Pinetum hylocomioso-ledosum), а также в средних и нижних частях склонов на горизонтальных площадках с избыточным увлажнением благодаря стоку с вышерасположенных участков (ассоциация сосняк голубично-багульниковый — P. uliginoso-ledosum). В составе древостоя, кроме сосны, до 40 % лиственницы, полнота 0.5—0.6, продуктивность V класс бонитета. Возобновление под пологом леса удовлетворительное. В подлеске, сомкнутость полога которого 0.6—0.7, преобладают *Betula middendorffii* и *Alnus fruticosa*, реже встречаются *Rhododendron dauricum*, *Pinus pumila*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Spiraea media*. В травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие 70—90 %) доминируют *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* L., кроме того, отмечены *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Equisetum pratense* Ehrh., *E. scirpoides* Michx., *Corydalis paeoniifolia* (Steph.) Pers., различные виды *Carex*. Покров из зеленых мхов занимает до 80 % площади. Лишайники встречаются редко.

Конечной стадией в развитии сосняков в ряду заболачивания является группа сосняков сфагновых (Pineta sphagnosa), включающих 2 ассоциации. Сосняки багульниково-сфагновые (Pinetum ledoso-sphagnosum) располагаются узкими полосами вдоль ручьев. Продуктивность Va класс бонитета, сомкнутость крон древостоя 0.4—0.6. В подлеске (сомкнутость 0.2—0.3) преобладает ерник, в покрове фон создает *Ledum palustre*. Сфагновые мхи покрывают 30 % площади, зеленые — 25—30 %.

Сосняки ерниково-сфагновые (Pinetum middendorffii betuloso-sphagnosum) распространены шире, встречаясь не только вдоль ручьев, но и в горных котловинах. Древостой редкий из сосны и единично лиственницы, с сомкнутостью крон 0.3—0.4, производительность Va класс бонитета и ниже. Возраст сосны обычно не превышает 80—100 лет, высота — 6—7 м. Подлесок развит хорошо, сомкнутость полога 0.5—0.6. Основной фон создают *Betula middendorffii* высотой до 1 м, редко *Alnus fruticosa*, *Spiraea media*, *Rosa acicularis*, различные виды *Salix*. Травяно-кустарничковый ярус имеет покрытие 40—50 %, в его составе *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex juncella* (Fries) Th. Fries, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Vaccinium vitis-idaea*. Проективное покрытие сфагновых мхов — 25—30 %, зеленых — 20 %, лишайники занимают до 10 % почвы.

После пожаров на месте сосняков сфагновых формируются густые заросли ерника, на которых восстановление сосны идет медленно — в течение десятков лет.

Весьма распространены сосновые леса с густым подлеском из *Betula middendorffii*, образующие группу сосняки ерниковые (Pineta middendorffii betulosa). Они имеют генетические связи с брусничными и с багульниковыми сосняками. Сообщества двух выделяемых здесь ассоциаций встречаются на ровных плато у подножия гор, в горных распадках и на восточных (сосняк бруснично-ерниковый — Pinetum vaccinioso-middendorffii-betulosum) или западных (с. багульниково-ерниковый — P. ledoso-middendorffii-betulosum) склонах крутизной 5—10°. В составе древостоя, помимо сосны, 20—30 % лиственницы, в пониженных участках редко *Picea obovata* Ledeb. Производительность относительно высокая — обычно IV класс бонитета, что объясняется сравнительно хорошими условиями увлажнения и дренажа почв (влажность несколько выше, чем у сосняков брусничных, но меньше, чем у избыточно увлажненных и слабодренированных сосняков багульниковых).

Сильное развитие подлеска (сомкнутость 0.5) связано с относительно редким древостоем (полнота 0.5—0.6). Кроме *Betula middendorffii* (высотой до 1.5 м), обычно встречаются *Alnus fruticosa* (до 3 м) и *Spiraea media*. В сосняках бруснично-ерниковых, на участках со значительной примесью *Alnus fruticosa*, после пожаров наблюдается иногда смена пород — сосна уступает место *Betula platyphylla*.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 40—50 %. В относительно более сухих местообитаниях преобладает *Vaccinium vitis-idaea*, а в более влажных — *Ledum macrophyllum*, кроме них, встречаются *Linnaea borealis* L., *Lycopodium juniperoideum* Sw., *L. clavatum*, *Diphasiastrum complanatum*, *Vaccinium uliginosum*, *Trientalis europaea* L., *Chamerion angustifolium*. Мохово-лишайниковый покров выражен слабо (покрытие 5—10 %).

Сильное развитие подлеска характерно еще для двух ассоциаций — сосняк рододендроновый (Pinetum rhododendrosum) и с. стланиковый (P. pumilae pinosum). Эти ассоциации генетически близки к с. рододендроново-брусничным и с. стланиково-брусничным, физиономически отличаясь от них более густым ярусом кустарников и слабым развитием трав и кустарничков.

Сосняк рододендроновый — одна из самых распространенных ассоциаций. Эти сообщества занимают крутые склоны южной экспозиции и плосковыпуклые вершины увалов с абсолютными высотами 500—600 м над ур. м. В составе древостоя, кроме сосны, до 20—30 % лиственницы, сомкнутость крон 0.6—0.7, бонитет IV, реже V классов. Возобновление сосны под пологом леса хорошее, после пожаров смены пород не происходит. Сомкнутость полога подлеска достигает 0.8—0.9. Преобладает *Rhododendron dauricum* высотой 1.5—2.0 м, реже встречаются *Alnus fruticosa*, *Spiraea media*, *Sorbus sibirica*, *Rosa acicularis*, *Pinus pumila*. Травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый покров развит фрагментарно, в «окнах» подлеска. Встречаются отдельные куртинки *Vaccinium vitis-idaea*, *Limnas stelleri*, *Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng., *Artemisia tanacetifolia* L., *Chamerion angustifolium*.

Сосняки стланиковые не имеют широкого распространения, но интересны с точки зрения их приуроченности к бедным каменистым почвам на переходе к поясу кедрового стланика, что является верхним пределом произрастания сосны обыкновенной. Состав древостоя 8С 2Л, сомкнутость крон 0.4—0.5, местами до 0.7, классы бонитета V—Va. Сомкнутость полога подлеска 0.4—0.5. В верхних частях склонов он наиболее густой, с преобладанием *Pinus pumila*, который ниже по склону постепенно уступает место *Rhododendron dauricum*. Кроме них, встречаются *Juniperus sibirica*, *Spiraea media*, *Rosa acicularis*. Травяно-кустарничковый ярус довольно богат видами, проективное покрытие 20—30 %. В его составе *Limnas stelleri*, *Arctous erythrocarpa*, *Artemisia*] *tanacetifolia*, *Cypripedium guttatum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-*

*idaea*, *Pulsatilla multifida*, *Tofieldia cernua*, *Dryopteris fragrans* (L.) Schott, *Dendranthema zawadskii*. Мхи развиты слабо, а лишайники покрывают 40—60 % почвы, в основном это разные виды из родов *Cladina*, *Cladonia* и *Cetraria*.

На распространение сосняков с сильным развитием кустарников указывают Тюлина (1962), Манько с соавторами (1971), тогда как И. П. Щербаков и Р. В. Чугунова (1961), Уткин (1965) отмечают, что для сосняков Якутии характерно отсутствие выраженного яруса подлеска.

В заключение следует отметить в качестве особенностей сосновых лесов Юдомо-Майского нагорья их довольно широкое распространение, низкую продуктивность и большое фитоценотическое разнообразие. Многие ассоциации образуют хорошо выраженные эколого-фитоценотические ряды, что обусловлено наличием тесных генетических связей между ними. Древостои сосны биологически устойчивы, и нередко их возраст превышает 250 лет. Постоянным спутником сосны и ее конкурентом является лиственница даурская, которая на северных склонах или в относительно влажных экотопах вытесняет сосну.

## ЛИТЕРАТУРА

*Доронина Ю. А.* Очерк растительности бассейна р. Уды. — В кн.: Растительность северных районов Дальнего Востока. Комаровские чтения. Вып. 14. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1967, с. 43—58. — *Куприянов Н. В.*, *Веретенников С. С.*, *Зинин В. И.* Лиственничные леса северной части Хабаровского края (Юдомо-Майское нагорье). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 8, с. 1107—1115. — *Манько Ю. И.*, *Сапожников А. П.*, *Ворошилов В. П.* Краткий очерк растительности и почв Аяно-Майского района Хабаровского края. — В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Материалы симпозиума. Т. 2. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР и Биолого-почв. ин-та, 1971, с. 142—158. — *Стариков Г. Ф.* Леса северной части Хабаровского края. Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 1961. 207 с. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов леса. — Избр. тр. Л.: Наука, 1972, т. 1, с. 15—141. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность среднего и нижнего течений р. Юдомы и р. Маи. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 222 с. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность средней и нижней частей бассейна Учура. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 150 с. — *Уткин А. И.* Леса Центральной Якутии. М.: Наука, 1965. 208 с. — *Шлотгауэр С. Д.* Флора и растительность западного Приохотья. М.: Наука, 1978. 132 с. — *Щербаков И. П.*, *Чугунова Р. В.* Леса юго-западных приленских районов Якутии и меры содействия лесовозобновлению на лесосеках и гарях. — В кн.: Материалы о лесах Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 5—161. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географический очерк Индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия). Растительность СССР и зарубежных стран. — Тр. бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, 1964, т. 16, с. 3—82. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 236 с.

Горьковский государственный университет.

Получено 18 VI 1987.

---

УДК 581.526 (471.4)

Бот. журн., т. 73, № 11

### В. В. Благовещенский

# СООБЩЕСТВА БЕЛОУСА (*NARDUS STRICTA, POACEAE*) СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ НА ЮЖНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

## V. V. BLAGOVESHCHENSKY. COMMUNITIES OF *NARDUS STRICTA* (*POACEAE*) FROM THE MIDDLE VOLGA REGION ON THE SOUTHERN LIMIT OF THEIR DISTRIBUTION

Изучены белоусники на южной границе распространения. Проводится их сравнение с белоусниками лесной зоны. Поставлен вопрос об их охране.

В настоящее время очень важно выявлять, изучать и брать под охрану не только редкие виды растений, но и редкие фитоценозы. Редкость последних может зависеть от разных причин, одна из них — нахождение фитоценозов на географических пределах своего распространения. В этом отношении представляют несомненный интерес сообщества формации белоуса торчащего (Nardeta strictae), находящиеся в Среднем Поволжье на южной границе распространения.

Белоусники как формация луговой растительности широко распространены в умеренной зоне Европы от Великобритании до Урала и часто встречаются в горах более южных районов (Кавказа, Карпат, Западной Европы). Четко прослеживается связь белоусников с влажным климатом.

*Nardus stricta* — травянистый многолетний плотнокустовой злак с коротким корневищем (Серебрякова, 1971). По своему внешнему облику он кажется ксерофитом, так как имеет жесткие, щетиновидные, часто свернутые листья, но фактически таковым не является — он избегает слишком сухих почв и наиболее типичен для хорошо увлажненных местообитаний, хотя на сильно переувлажненных местообитаниях не растет. Его принято считать психрофитом или психромезофитом, с чем связывают его ксероморфный облик.

По свидетельству Л. А. Жуковой (1974), *Nardus stricta* является третичным реликтом, но распространение на территории Русской равнины он получил, видимо, только в послеледниковое время, так как в обстоятельных палеокарпологических работах П. И. Дорофеева (1955, 1963) для эпохи плейстоцена он нигде не указывается. А. Е. Сергеев (1953), специально занимавшийся изучением белоуса торчащего, считает, что центр его консервации во времена оледенений находился в Карпатах, откуда он и проник на территорию нашей страны,чему в немалой степени способствовала, по моему мнению, хозяйственная деятельность человека. Уже с этой точки зрения белоусники на своей южной границе представляют природоохранный интерес.

В лесной зоне европейской части СССР белоусники — одна из широко распространенных формаций суходольных лугов. Их в большинстве случаев вторичное происхождение на месте сведенных человеком лесов не вызывает сомнений (в горных районах они могут возникать и иначе). По моим исследованиям, в Московской обл. (на Клинско-Дмитровской гряде) появлению и разрастанию белоуса на лесных вырубках способствует выпас скота, к которому этот вид достаточно устойчив, тогда как разнотравье, обычно разрастающееся на лесосеках, к выпасу неустойчиво. При длительном выпасе средней интенсивности белоус становится эдификатором фитоценозов, причем такие белоусники могут существовать при подобном пастбищном режиме продолжительное время, хотя чрезмерного выпаса скота белоус не переносит и постепенно выпадает из травостоя.

В лесной зоне прослеживается особенно тесная связь сообществ белоуса с вырубками еловых лесов; в подзоне южной тайги и тем более в лесостепной зоне сообщества распространены реже, заметно теряют связь с водоразделами и встречаются чаще всего в долинах рек. Это можно хорошо видеть на примере Приволжской возвышенности в пределах Ульяновской и Пензенской областей, где и были проведены исследования. Здесь сообщества белоуса находятся на южной границе своего распространения и нуждаются в сохранении. Правда, отдельные местонахождения белоуса известны в Саратовской (Маевский, 1964) и даже Астраханской (Жукова, 1974) областях, но данных о существовании там сообществ, сформированных *Nardus stricta*, нет. Возможно, в самом начале голоцена при более влажном климате сообщества белоуса вместе с лесами продвигались дальше к югу, но теперь их граница проходит гораздо севернее.

В Ульяновской и Пензенской областях белоусники или сообщества со значительным участием белоуса строго приурочены в настоящее время к территориям Приволжской возвышенности с песчано-каменистыми отложениями палеогена, занятым обычно сосняками зеленомошниками, сосново-широколиственными лесами и вторичными лиственными лесами. Но они совершенно отсутствуют на верхнемеловых отложениях с карбонатными субстратами, широко распространенных в центральной части Приволжской возвышенности. Это вполне понятно, так как белоус — типичный кальцефоб. Кроме того, в районах выхода на поверхность верхнемеловых отложений преобладают лесостепные ландшафты с более скудным водным режимом, не соответствующим экологии белоуса.

Сравнительно с другими участками Приволжской возвышенности на территориях, где преобладают отложения палеогена, выпадает значительно больше осадков, что связано с возвышенным рельефом и высокой степенью лесистости. И тем не менее эдификаторная роль белоуса проявляется только в долинах малых рек. На водоразделах белоус вообще очень редок, а если и встречается, то в условиях наибольшей близости грунтовых вод, причем он здесь никогда не выступает в роли эдификатора и играет более или менее подчиненную роль в сообществах.

Рассмотрим прежде всего достаточно типично выраженные белоусники в долине верховий р. Суры в Кузнецком р-не Пензенской обл., к востоку от с. Тюхменево. По своему составу белоусники могут быть отнесены к белоусово-злаково-разнотравной ассоциации, сообщества этой ассоциации занимают надпойменную террасу р. Суры. Характерен кочковатый микрорельеф: весьма многочисленные кочки образованы мелкими земляными муравьями — Lasius flavus F.. L. niger L., высота кочек в среднем 20 см, диаметр 40 см. Верхняя часть кочек частично покрыта мхом *Polytrichum piliferum* Hedw., остальная часть поверхности кочек задернована главным образом злаками и осоками. Почва дерново-аллювиальная, легкосуглинистая, влажная. Луг выпасом заметно не нарушен, с чем связано обилие разнотравья.

При описании площадки 10×10 $м^2$ флористический состав выглядел следующим образом: $cop._2$: *Nardus stricta* L., *Agrostis tenuis* Sibth.; $cop._1$: *Anthoxanthum odoratum* L., *Festuca rubra* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Carex pallescens* L., *Luzula campestris* (L.) DC., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Prunella vulgaris* L.; sp.: *Carex nigra* (L.) Reichard., *C. leporina* L., *Trifolium pratense* L., *Lathyrus pratensis* L., *Galium uliginosum* L., *Ranunculus acris* L., *R. auricomus* L.; sol.: *Trifolium hybridum* L., *T. repens* L., *T. spadiceum* L., *Vicia cracca L.*, *Leucanthemum vulgare* Lam., *Galium boreale* L., *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Rumex acetosa* L., *Campanula patula* L., *Achillea millefolium* L. Проективное покрытие травостоя 100 %, имеется плотная дернина.

Описанное соотношение видов на площадке является характерным для всего участка, который занимает на надпойменной террасе довольно большую площадь. К надпойменной террасе примыкает узкая полоса поймы, которая очень увлажнена, и в ней распространены сообщества щучковые и осоковые. Показательно, что в пойму белоус не идет. Склон коренного берега р. Суры занят чистым сосновым лесом, который частично опускается и на надпойменную террасу. Сюда местами проникает белоус, но обилие его здесь очень невелико. Выше по склону он пропадает.

Сравнивая описанный участок белоусового луга с белоусниками лесной зоны в оптимальных условиях их формирования на водоразделах (в частности, в Московской обл., где мне они хорошо известны), можно утверждать, что и здесь, на южной границе своего распространения, но в условиях долины реки, сообщества белоуса в основном обнаруживают свои характерные черты. Это проявляется в хорошем развитии белоуса и сохранении его эдификаторной роли — он имеет крупные дернины и занимает большую часть площади фитоценоза. Кроме того, сохраняются его характерные спутники, прежде всего *Potentilla erecta*, *Agrostis tenuis*, а также *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra*, *Deschampsia cespitosa*. Сравнительно большое обилие *Potentilla erecta* — свидетельство малой нарушенности данного участка выпасом скота, так как, по моим наблюдениям, в Московской обл. этот вид очень чувствителен к выпасу и одним из первых уменьшается в обилии или вообще выпадает из травостоя при усилении интенсивности выпаса. Поэтому можно утверждать, что белоусник на надпойменной террасе р. Суры выражен достаточно типично. Об этом же свидетельствует и другой факт — наличие на белоусовом лугу хорошо выраженного кочковатого микрорельефа, связанного с деятельностью земляных муравьев. В белоусниках, произрастающих в лесной зоне на водоразделах (в частности, в Московской обл.), кочки, образованные земляными муравьями, являются их неотъемлемым признаком, причем они там чаще зарастают не *Polytrichum piliferum*, как на Приволжской возвышенности, а *P. juniperinum* Hedw. С хозяйственной точки зрения появление на белоусовых лугах большого количества кочек — факт отрицательный, так как они уменьшают полезную площадь луга.

Несколько иначе выглядит белоусовый луг в долине небольшой р. Юловки к юго-западу от с. Юлова Инзенского р-на Ульяновской обл. Он находится на сырой, даже слегка заболоченной почве. Хотя луг подвергается выпасу скота из-за близости населенного пункта, он очень напоминает белоусники лесной зоны на водоразделах, где практикуется умеренный выпас. Сам белоус здесь прекрасно развит, представлен мощными экземплярами и не показывает никаких признаков угнетения. Такая же картина наблюдается и в белоусниках лесной зоны, произрастающих на водоразделах, при умеренном выпасе скота. На других компонентах флоры белоусового луга, как и в лесной зоне, даже умеренный выпас сказывается весьма заметно. Если эдификаторная роль белоуса даже возрастает (обилие cop.$_3$ при мощно развитых дернинах), то щучка дернистая становится лишь субэдификатором; существенно уменьшаются в обилии *Potentilla erecta* и *Anthoxantum odoratum*. Видовой состав ассоциации становится бедным. Показательно, что кочковатый микрорельеф сохраняется и здесь, а это характерно для умеренно стравливаемых белоусников в лесной зоне. На отдельных участках луга, где выпас становится чрезмерным, даже белоус изреживается или исчезает.

Совсем иное можно видеть на водоразделах Приволжской возвышенности в тех же условиях распространения палеогеновых пород. Типично выраженные белоусники здесь не приходилось встречать совсем, и сам белоус в травянистых ассоциациях попадается очень редко. Но иногда его можно видеть в сравнительно небольшом или среднем обилии в некоторых ассоциациях слегка остепненных водораздельных лугов на больших лесных полянах среди лесов (безусловно, очень старых вырубках), где сравнительно неглубоко располагаются грунтовые воды (это довольно типично для палеогеновых отложений Приволжской возвышенности).

В качестве примера можно привести злаково-разнотравную ассоциацию слабо остепненного водораздельного луга на крупных полянах среди осиново-дубовых и березово-дубовых лесов на возвышенном выравненном плато водораздела к северо-западу от с. Комаровка Майнского р-на Ульяновской обл. Почвы здесь серые лесные, умеренно увлажненные, несомненна близость грунтовых вод (судя по некоторым растениям-индикаторам).

Приводим флористический состав ассоциации с указанием обилия на стометровой площадке: cop.$_2$: *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *Filipendula vulgaris* Moench; cop.$_1$ — cop.$_2$: *Briza media* L., *Potentilla erecta*, *Alchemilla hirsuticaulis* Lindb. fil.; cop.$_1$: *Leucanthemum vulgare*; sp.: *Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Trifolium montanum* L.; sol.: *Agrostis tenuis*, *Dactylis glomerata* L., *Festuca rubra*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Trifolium pratense*, *Sanguisorba officinalis* L., *Campanula patula*, *C. persicifolia* L., *Prunella vulgaris*, *Silene nutans* L., *Centaurea jacea* L., *Plantago media* L., *Solidago virgaurea* L., *Stellaria graminea* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Viscaria vulgaris* Bernh., *Serratula tinctoria* L., *Ranunculus polyanthemos* L., *Primula veris* L., *Polygala sibirica* L., *Vicia cracca*, *Genista tinctoria* L., *Galium boreale*, *Pedicularis kaufmannii* Pinzg., *Thesium ebracteatum* Hayne, *Achillea millefolium*.

Кроме того, за пределами площадки произрастают: *Taraxacum officinale* Wigg., *Vicia sepium* L., *Trollius europaeus* L., *Lilium martagon* L., *Geranium sanguineum* L., *Campanula glomerata* L., *Picris hieracioides* L., *Fragaria moschata* Duch., *Dianthus deltoides* L., *Veratrum lobelianum*, *Rumex acetosa*, *Linaria vulgaris* Mill., *Hypericum perforatum* L., *Veronica spicata* L. Почва хорошо задернована, общее проективное покрытие 95 %.

Другие участки лесных полян в целом соответствуют приведенному описанию, но местами белоуса несколько больше (до сор.$_1$), местами меньше. Но белоус нигде не доминирует и не образует сомкнутой дернины; дерновины его небольшие и он низкорослый. Сам фитоценоз представляет удивительное сочетание элементов луговой степи, представленных ксеромезофитными видами (*Bromopsis riparia*, *Filipendula vulgaris* и др.), и луговых элементов, представленных гигромезофитами и мезофитами (в их числе *Nardus stricta*, а также *Potentilla erecta*, *Briza media*, *Anthoxantum odoratum* и др.). Только в этих условиях на водоразделах на южном пределе распространения белоусников белоус может играть определенную роль в сообществах слабо остепненных вторичных лугов, где многочисленные виды растений, лучше приспособленные к данному комплексу факторов, ограничивают эдификаторные возможности белоуса. При наличии достаточно интенсивного выпаса скота роль белоуса во вторичных луговых ассоциациях на водоразделах может возрасти, но нет данных, чтобы и в этом случае сформировались такие же типичные белоусники, как и на водоразделах лесной зоны.

Общие выводы из приведенного выше материала следующие.

1. Белоусники на южной границе своего распространения (во всяком случае, в условиях центральной части Приволжской возвышенности) в своем типичном выражении строго локализованы в долинах малых рек, где местные условия среды в общем аналогичны комплексу природных условий на водоразделах лесной зоны. Таким образом, белоусники становятся здесь интразональными.

2. Исследования на Приволжской возвышенности показали, что на южной границе распространения в отличие от лесной зоны белоусники не находят для себя подходящих условий на водоразделах. Только на участках с близким расположением уровня грунтовых вод на отложениях палеогена белоус внедряется в некоторые вторичные луговые сообщества, но никогда не становится в них не только эдификатором, но и субэдификатором.

3. Хотя белоусники не имеют большого кормового значения, они, как любые фитоценозы на своих границах распространения, представляют научный интерес и должны быть сохранены в центральной части Приволжской возвышенности, тем более что белоус торчащий является третичным реликтом.

## ЛИТЕРАТУРА

*Дорофеев П. И.* Несколько замечаний к рисс-вюрмской флоре окрестностей г. Галича. — Бот. журн., 1955, т. 40, № 3, с. 366—375. — *Дорофеев П. И.* Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. — Материалы по истор. флоры и раст. СССР. Вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 5—180. — *Жукова Л. А.* Белоус торчащий. — Биолог. флора Москов. обл. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ, 1974, с. 6—20. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 980 с. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с. — *Сергеев А. Е.* Белоус и его роль в смене луговых ассоциаций: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1963. 18 с.

Ульяновский педагогический институт.

Получено 5 VI 1987.

УДК 581.524.34 (252.62)

### В. А. Творогов

# ЕСТЕСТВЕННОЕ ЗАРАСТАНИЕ НАРУШЕННЫХ УЧАСТКОВ ТУНДРЫ В РАЙОНЕ ЯМБУРГСКОГО ГАЗОКОНДЕНСАТНОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ (ПОЛУОСТРОВ ТАЗОВСКИЙ)

V. A. TVOROGOV. THE SPONTANEOUS REVEGETATION OF DISTURBED TUNDRA AREAS IN THE REGION OF THE YAMBURG GAS-CONDENSATE DEPOSIT (THE TAZOVSKY PENINSULA)

Рассмотрено естественное зарастание нарушенных участков тундры около заброшенных буровых скважин в районе Ямбургского месторождения. Выявлена зависимость скорости зарастания от влагообеспеченности субстрата, выделено 2 типа формирования антропофитной растительности: пушицевый и злаковый. Определены наиболее активные виды и общий характер сукцессии.

Ямбургское газоконденсатное месторождение расположено в средней части Тазовского п-ова, входящей в подзону южных гипоарктических тундр (Юрцев и др., 1978). Промышленное освоение месторождения началось недавно — в 1982 г., но геологические изыскания в этом районе ведутся давно, поэтому при изучении в 1983—1985 гг. естественного зарастания нарушенных участков тундры около заброшенных разведочных буровых скважин можно было точно определить время прекращения всякого антропогенного воздействия. На многих участках около заброшенных скважин естественное зарастание длится до 10—15 лет. Ниже излагаются результаты обследования 12 разновозрастных зарастающих нарушенных участков; расстояние между крайними участками в широтном направлении составляет 51 км, в долготном — 72. Географические особенности исследуемого района и флора нарушенных участков около заброшенных скважин описаны отдельно.

Нарушенные участки на месте бурения имеют чаще всего вид круга диаметром 120—200 м с устьем скважины в центре. Близ устья скважины происходит практически полное уничтожение растительного, а зачастую и почвенного покрова, при этом сравнительно небольшая площадь залита глинистым буровым раствором. Наибольшая по площади часть круга возникает при различных техногенных воздействиях, в первую очередь в результате деятельности гусеничного транспорта. Разливы горюче-смазочных веществ занимают обычно небольшую часть круга и локализуются в местах, где были расположены дизельные установки. Поэтому техногенные нарушения вокруг буровых скважин очень сходны с теми, что наблюдаются при антропогенном воздействии на тундровую зону в целом, и есть все основания думать, что естественное зарастание участков вокруг заброшенных буровых скважин аналогично возможному зарастанию других техногенно нарушенных участков тундры на Тазовском п-ове. Следует учесть, что степень нарушения растительного покрова у буровых скважин, как правило, обратно пропорциональна расстоянию конкретной точки от устья скважины, и обычно по периферии круговидного нарушенного участка расположена зона, где растительный покров нарушен незначительно. В этой работе такие зоны не рассматриваются, излагаются результаты изучения процессов зарастания участков, где растительность предварительно была уничтожена практически полностью.

Зарастание нарушенных участков около буровых скважин происходит центростремительно, поэтому при движении от центра к периферии участка можно наблюдать различные стадии зарастания, постепенно замещающие одна другую, т. е. проследить ход сукцессии. Различные стадии сукцессии представляют собой как бы зоны зарастания, кольцеобразно охватывающие устье скважины. Зоны зарастания отличаются видовым составом растений и их общим проективным покрытием.

Из-за микро- и нанорельефа, возможности сохранения отдельных особей кустарников и кустарничков, а также небольших уцелевших после техногенного воздействия островков растительности, которые могут являться инициаторами зарастания, общая картина может несколько искажаться. В первую очередь зарастают микропонижения, находящиеся (по сравнению с более возвышенными участками) под более мощным снеговым покровом зимой и в несколько лучших условиях увлажнения летом. По мере формирования растительного покрова различия в условиях снегонакопления сглаживаются, и это в свою очередь ведет к формированию более или менее однородного растительного покрова. Но в любом случае на всех зарастающих нарушенных участках можно проследить концентрическую зональность расположения растительных сообществ и одновременно убедиться в том, что естественное зарастание нарушенных участков очень сильно зависит от степени увлажнения субстрата, который может быть от сухого до переувлажненного.

Так, на нарушенном хорошо дренируемом участке, где зарастание длится 8 лет, около буровой скважины № 105, расположенной на высоком берегу р. Сабет-Яха, в центре нарушенного участка встречаются отдельные особи *Senecio congestus*, *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. angustifolium*. По мере удаления от устья скважины, через 38 м, пионерная группировка замещается разнотравно-злаковой с общим проективным покрытием сосудистыми растениями 20 %. Доминируют *Senecio congestus* (3) и *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca* (3).[1] Встречаются *Festuca cryophila* (2), *Calamagrostis neglecta* (2), *Eriophorum scheuchzeri* (2), *E. angustifolium* (2) и отдельные особи *Trisetum spicatum* (1). Проективное покрытие мохового покрова, представленного в основном *Psilopilum laevigatum*, составляет 5—10 %. В небольшом понижении с лучшими условиями увлажнения разнотравно-злаковая группировка замещается пушицево-злаково-моховой с общим проективным покрытием 50—60 %. Доминирует *Eriophorum scheuchzeri* (6), встречается *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca* (2), а также изредка *Ranunculus hyperboreus* (2) и единичные побеги *Eriophorum angustifolium* (1), *Equisetum arvense* (1), *Carex arctisibirica* (1), *Senecio congestus* (1), *Epilobium palustre* (1), *Rorippa palustris* (1). Моховой покров составляет 60—70 % покрытия и представлен в основном *Ditrichum cylindricum*. Ближе к периферии нарушенного участка разнотравно-злаковая группировка замещается злаковой с общим проективным покрытием 10—20 %. Доминируют *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca* (3), *Hierochloë alpina* (3). Встречаются *Carex arctisibirica* (2), *Luzula confusa* (2), *Festuca ovina* (2), *Festuca rubra* subsp. *arctica* (2), *Calamagrostis neglecta* (2), *Calamagrostis holmii* (2), *Polygonum laxmannii* (1), *Equisetum arvense* (1) и единичные особи *Senecio congestus*.

Сходным образом протекает зарастание и на других хорошо дренируемых участках вокруг буровых скважин.

По-иному происходит зарастание в сильно увлажненных местах, примером которых может служить участок около буровой скважины № 102, расположенный в переувлажненном комплексном бугорковато-мочажинном кустарничково-мохово-лишайниковом болоте. Зарастание участка к моменту наблюдений длилось, по-видимому, 7 лет. В центре участка, около устья скважины, встречены отдельные особи *Senecio congestus*, *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex aquatilis*; здесь же появляются отдельные куртинки мхов, чаще всего *Bryum purpurascens*, *Calliergon stramineum* и *Polytrichum com-*

---

[1] Цифры в скобках после латинских названий видов здесь и далее означают проективное покрытие вида в баллах по шкале Т. А. Работнова: 1 — до 1 %, 2 — 1—5 %, 3 — 5—10 %, 4 — 10—20 %, 5 — 20—50 %, 6 — более 50 %.

*тине*. По мере удаления от устья скважины, через 15 м, пионерная группировка замещается пушицево-моховой с общим проективным покрытием 10—20 %. Доминирует *Eriophorum scheuchzeri* (3). Относительно часто встречается *Eriophorum angustifolium* (3), попадаются *Arctophila fulva* (2), *Senecio congestus* (2), *Carex rotundata* (2) и единичные особи *Equisetum arvense* (1). Моховой покров (5—10 % покрытия) сформирован в основном *Aulacomnium palustre*, *Calliergon stramineum*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Pleurozium schreberi*. Еще дальше от устья скважины эта группировка замещается кустарниково-пушицево-моховой с общим проективным покрытием сосудистыми растениями 40 %. Доминирует *Eriophorum scheuchzeri* (5), встречаются *Betula nana* (2), *Salix lanata* (2), *S. phylicifolia* (2), *Luzula wahlenbergii* (3), *Carex rotundata* (3), а также единичные особи *Senecio congestus* (1), *Eriophorum angustifolium* (1), *Rubus chamaemorus* (1), *Arctagrostis arundinaceae* (1), *Pedicularis labradorica* (1). Характер мохового покрова существенно не изменяется, но он уже составляет 60—70 % покрытия. Ближе к периферии нарушенного участка в кустарниково-пушицево-моховой растительной группировке увеличивается общее проективное покрытие сосудистыми растениями, так что на расстоянии примерно половины пути между устьем скважины и переходной зоной их покрытие составляет уже 60—70 %. Сходным образом протекает процесс зарастания и на других переувлажненных участках.

Около заброшенных буровых скважин, там где меньше была техногенная нагрузка, изредка на небольших площадях сохраняется торфяной горизонт, содержащий большее число жизнеспособных побегов и диаспор растений. Зарастание нарушенных территорий в таких случаях происходит быстрее, чем в местах, где торфяной горизонт был полностью уничтожен. Появляются кустарнички *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus* и *Rubus chamaemorus*. Хорошо развиваются разнотравье и злаки, раньше появляются мхи. Более быстрому зарастанию участков с сохранившимся торфяным горизонтом способствуют и благоприятные условия увлажнения, так как по сравнению с минеральным, песчаным и супесчаным субстратом остальной части нарушенного участка торф обычно обладает большой влагоемкостью. Но в некоторых случаях и торф бывает сухим или слабо увлажненным. Например, около буровой № 112 торфяной слой был снят бульдозером и перемещен в одно место, где и образовался торфяной бугор диаметром около 15 м и высотой 1.5—2 м. После окончания работ нарушенный участок на большей части своей территории успешно зарастает, но растительность на торфяном бугре отсутствует практически полностью. Только у основания бугра, где условия увлажнения лучше, появились отдельные особи *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*, *Senecio congestus*, *Arctagrostis latifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и мхи (несколько видов *Polytrichum*). Медленное зарастание самой верхушки бугра связано, очевидно, не только с сухостью торфа, обнаженная поверхность которого испаряет много воды (Нестеренко, 1977), но и с тем, что значительную часть времени зимой торфяной бугор, вероятно, почти оголен из-за ветрового перераспределения снега.

Приведенные выше описания и имеющиеся в распоряжении автора материалы позволяют утверждать, что одним из основных факторов, определяющих скорость естественного зарастания участков около заброшенных буровых скважин, является количество влаги в субстрате, при этом скорость зарастания, как правило, прямо зависит от влагообеспеченности субстрата. Наиболее медленно зарастают песчаные хорошо дренируемые участки. На суглинках и торфяниках, отличающихся несколько лучшими условиями увлажнения, восстановление растительного покрова происходит быстрее, а наибольшая скорость зарастания наблюдается на переувлажненных участках в понижениях рельефа. Подобная зависимость скорости зарастания от степени увлажнения отмечается также Н. Г. Москаленко (1980) для лесотундры и северной тайги Западной Сибири.

Скорость зарастания техногенно нарушенных территорий зависит не только от влагообеспеченности субстрата, но и от эколого-биологических особенностей принимающих участие в зарастании растений, от их способности осваивать нарушенную территорию, показателем которой может служить парциальная активность вида (Юрцев, 1982). Компонентами парциальной активности являются встречаемость вида и среднее проективное покрытие вида на площадках, где он обитает. Произведение этих показателей — усредненное выражение парциальной активности на данном типе экотопов. Виды, обладающие наибольшей парциальной активностью, приведены в таблице.

Среди наиболее активно участвующих в естественном зарастании нарушенных участков видов *Eriophorum scheuchzeri*, *E. angustifolium*, *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca*, *Senecio congestus*, *Carex arctisibirica* имеют наибольшую экологическую амплитуду, так как обладают высокой активностью на субстратах обоих типов, но на переувлажненных субстратах наибольшую роль при зарастании со временем играют пушицы, а на дренируемых — злаки, поэтому тип формирования растительности на переувлажненных субстратах мы называем пушицевым, а на дренируемых — злаковым.

Конечно, используя эти выражения, не следует забывать, что одной из существеннейших особенностей растительного покрова Крайнего Севера являются его мозаичность и комплексность, обусловленные в значительной мере экологическими различиями между формами микро- и нанорельефа (Тихомиров, 1956). Поэтому при общем преобладании на какой-либо территории злакового типа зарастания в переувлажненных понижениях на этой территории могут формироваться пушицевые группировки и, наоборот, при преобладании пушицевого типа можно встретиться на техногенных более или менее дренируемых буграх со злаковым типом зарастания.

Выше уже отмечалось, что в пределах зарастающих техногенно-нарушенных участков можно выделить несколько зон зарастания. Первая зона чаще всего представлена пионерными группировками, сложенными (независимо от типа зарастания) в основном *Senecio congestus*, *Eriophorum scheuchzeri* и *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca*. На многих обследованных участках около буровых скважин вследствие длительного периода зарастания (более 10 лет) эти группировки чаще всего сохраняются непосредственно на разливах бурового раствора около устья скважины, где могут существовать, по-видимому, очень долго. Это обусловлено затруднением дальнейшего зарастания таких мест из-за своеобразного химического состава глинистого бурового раствора, который к тому же подвержен растрескиванию и морозному кипению.

При злаковом типе зарастания за зоной пионерных группировок следует злаково-разнотравная. Здесь чаще всего встречаются *Senecio congestus*, *Equisetum arvense*, *Ranunculus hyperboreus*, *Rorippa palustris*, *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca*, *Eriophorum scheuchzeri* и *Arctagrostis arundinacea*. Еще дальше от устья скважины роль разнотравья падает, так что можно выделить разнотравно-злаковую, а затем и злаковую зону, сложенную *Festuca cryophila*, *Calamagrostis neglecta*, *C. holmii*, *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca*. Иногда вместо злаковой идет злаково-моховая зона, где к вышеперечисленным злакам примешиваются мхи *Polytrichum piliferum*, *Pogonatum capillare*, *Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum cespiticium*, *Marchantia polymorpha*.

Если с момента прекращения техногенного воздействия прошло немного времени, то зона, занятая злаково-разнотравными группировками, значительно шире следующей за ней, где преобладают злаки. На участках, где техногенное воздействие окончилось недавно, злаковая зона вообще может быть не выражена и, наоборот, если участок зарастает более 10 лет, то зона, занятая злаково-разнотравной группировкой, узкая или может отсутствовать.

Показатели и компоненты парциальной активности видов,
характерных для переувлажненного и сухого (дренируемого) субстрата,
на техногенно нарушенных участках

| Вид | Переувлажненный субстрат | | | Вид | Сухой (дренируемый) субстрат | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | встречаемость | среднее проективное покрытие * | усредненная активность | | встречаемость | среднее проективное покрытие * | усредненная активность |
| *Eriophorum angustifolium* | 0.88 | 9.6 | 8.5 | *Eriophorum scheuchzeri* | 0.57 | 13.1 | 7.5 |
| *E. scheuchzeri* | 0.38 | 19.2 | 7.3 | *Calamagrostis neglecta* | 0.54 | 8.7 | 4.7 |
| *Carex stans* | 0.60 | 8.2 | 4.9 | *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca* | 0.49 | 7.7 | 3.8 |
| *Deschampsia cespitosa* subsp. *glauca* | 0.38 | 10.2 | 3.9 | *Calamagrostis langsdorffii* | 0.20 | 15.7 | 3.1 |
| *Carex rotundata* | 0.88 | 2.7 | 2.4 | *Eriophorum vaginatum* | 0.31 | 8.1 | 2.5 |
| *Eriophorum russeolum* | 0.50 | 3.4 | 1.7 | *Carex arctisibirica* | 0.60 | 3.2 | 1.9 |
| *Senecio congestus* | 0.63 | 2.3 | 1.4 | *Festuca cryophila* | 0.31 | 5.2 | 1.6 |
| *Carex arctisibirica* | 0.13 | 10.0 | 1.3 | *Eriophorum angustifolium* | 0.23 | 6.4 | 1.5 |
| *C. chordorrhiza* | 0.13 | 10.0 | 1.3 | *Calamagrostis holmii* | 0.37 | 3.8 | 1.4 |
| *Arctophila fulva* | 0.38 | 2.5 | 0.9 | *Artemisia tilesii* | 0.09 | 14.3 | 1.3 |
| *Comarum palustre* | 0.13 | 5.0 | 0.6 | *Senecio congestus* | 0.37 | 3.0 | 1.1 |
| *Luzula wahlenbergii* | 0.25 | 1.5 | 0.4 | *Hierochloë alpina* | 0.23 | 4.6 | 1.1 |
| *Equisetum arvense* | 0.25 | 0.5 | 0.1 | *Equisetum arvense* | 0.37 | 2.4 | 0.9 |
| | | | | *Festuca ovina* | 0.20 | 4.6 | 0.9 |
| | | | | *Luzula confusa* | 0.26 | 3.3 | 0.9 |
| | | | | *Tanacetum bipinnatum* | 0.20 | 2.9 | 0.6 |
| | | | | *Poa alpigena* var. *colpodea* | 0.14 | 3.2 | 0.4 |
| | | | | *Arctagrostis arundinacea* | 0.11 | 3.9 | 0.4 |
| | | | | *Polygonum laxmannii* | 0.20 | 1.6 | 0.3 |

* На площадках, где вид встречается с ПП, отличным от нуля, %.

При пушицевом типе зарастания пионерная группировка замещается разнотравно-пушицевой, затем пушицево-моховой и, наконец, кустарничково-пушицево-моховой, в которой чаще всего доминирует *Eriophorum scheuchzeri*, нередко встречаются *Salix lanata*, *Betula nana*, *Eriophorum angustifolium*, *Luzula wahlenbergii*, *Carex aquatilis*, *C. stans* и попадаются единичные особи *Senecio congestus*, *Rubus chamaemorus*, *Arctophila fulva*, *Pedicularis labradorica*. Проективное покрытие мохового покрова в кустарничково-пушицево-моховой группировке составляет в среднем 60—70 %, он чаще всего представлен *Aulacomnium palustre*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune*, *Polytrichum strictum*, *Bryum* sp., *Leptobryum pyriforme*, *Brachythecium* sp. Мхи на всех нарушенных участках заселяют в первую очередь различные понижения рельефа. По мере общего зарастания нарушенного участка увеличивается и проективное покрытие мхов, которое тем не менее выше в более увлажненных местах.

Формирование мохового покрова и трансформация злаковых группировок в злаково-мохово-вторичные луга на участках около заброшенных буровых скважин в районе Ямбургского месторождения резко отличает этот район от окр. г. Воркуты, где не отмечено восстановление мохового покрова на вторичных лугах (Дружинина, 1985). Возможно, это различие связано с тем, что вторичные луга в районе Ямбургского месторождения не испытывают антропогенного воздействия после окончания работ на буровых скважинах.

Встреченные на зарастающих участках редкие экземпляры кустарников *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. phylicifolia*, кустарничков *Salix nummularia* представлены сохранившимися после техногенного воздействия особями и развиваются из спящих почек уцелевших стволиков. Многие из них теперь успешно плодоносят, но из семян на нарушенных участках появляются пока только всходы ив.

Изредка встреченные кустарнички *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Andromeda polifolia* subsp. *pumila*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Arctous alpina* и многолетние полутравы *Rubus arcticus*, *R. chamaemorus* также развиваются из сохранившихся в почве корневищ. Семенное возобновление этих видов на нарушенных участках наблюдать пока не удалось.

Последние стадии сукцессии, представленные злаковыми или злаково-моховыми группировками при злаковом типе зарастания и кустарниково-пушицево-моховыми при пушицевом типе зарастания, довольно устойчивы. Продолжительность этих стадий установить не удалось, но, очевидно, она достаточно велика, после чего, вероятно, происходит восстановление первичных тундровых сообществ. Возможность демутации в тундре предполагают также И. С. Хантимер (1974), D. E. Lawson с соавторами (1978) и другие.

Восстановление растительного покрова около разведочных буровых скважин в районе Воркуты О. А. Дружинина (1985) рассматривает как пример вторичных сукцессий. Это безусловно справедливо для тех случаев, когда на нарушенных участках сохраняются почвы, зачастую к тому же с жизнеспособными диаспорами растений. Но если речь идет о новом субстрате, который сформирован вследствие мощного техногенного воздействия, когда практически полностью уничтожается почвенный покров или он сильно перемешивается с минеральным грунтом, правильнее, очевидно, говорить о первичной сукцессии, хотя и не исключена возможность сохранения жизнеспособных диаспор, корневищ, побегов и даже отдельных островков уцелевшей растительности. Поэтому если демутация возможна, то сукцессия, протекающая на нарушенных участках около заброшенных буровых скважин и в других местах на видоизмененном вследствие сильного техногенного воздействия эдафотопе, в целом занимает промежуточное положение между первичной сукцессией и демутацией, т. е. является, по терминологии Т. А. Работнова (1978), квазипервичной сукцессией.

Кратко подытожим особенности восстановления растительности на участках вокруг заброшенных буровых скважин в районе Ямбургского месторождения.

1. Концентрический («зонный») характер зарастания нарушенных участков на начальных стадиях восстановления растительного покрова указывает общий ход сукцессий. Но зоны зарастания не являются в строгом смысле стадиями сукцессий, так как после техногенного воздействия выживают некоторые особи растений, например могут сохраняться отдельные корневища кустарников и кустарничков, жизнеспособные диаспоры.

2. Со временем на нарушенных участках формируются более конкурентоспособные, но довольно однообразные растительные сообщества: на дренируемых участках — злаковые, на переувлажненных — осоково-пушицевые. Впоследствии в этих сообществах может формироваться моховой покров. Такие вторичные сообщества очень устойчивы.

3. Значительная роль осоковых, особенно пушиц, участвующих в зарастании даже дренируемых участков, — скорее всего, специфика Западно-Сибирского Севера.

4. Скорость естественного зарастания зависит от степени увлажнения субстрата. Наиболее медленно зарастают хорошо дренируемые, сухие участки.

В заключение выражаю благодарность Л. А. Абрамовой и Е. Г. Бызовой за определение мхов и лишайников, а также Б. А. Юрцеву, О. В. Ребристой и В. Р. Филину, оказавшим всестороннюю помощь в написании данной работы.

## ЛИТЕРАТУРА

*Дружинина О. А.* Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера. — В кн.: Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985, с. 205—231. — *Москаленко Н. Г.* Восстановление растительного покрова на участках техногенных нарушений севера Западной Сибири и влияние его на геокриологические условия. — Тр. ВСЕГИНГЕО (Геокриологические исследования), вып. 138, 1980, с. 53—62. — *Нестеренко И. М.* Испарения осушаемых земель европейского Севера СССР. — В кн.: Мелиорация земель Крайнего Севера. М.: Колос, 1977, с. 128—140. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978, с. 270. — *Тихомиров Б. А.* Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 537—557. — *Хантимер И. С.* Сельскохозяйственное освоение тундры. Л.: Наука, 1974. 225 с. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 4, с. 3—22. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. — *Lawson D. E., Brown J., Everett K. R.* et al. Tundra disturbances and recovery following the 1949 exploratory drilling, Fish Creek, Northern Alaska, 1978. — CRREL, Report 78-28. Hanover: U. S. Army corps of engineers, December 1978. 82 p.

Игарская научно-исследовательская
мерзлотная станция СО АН СССР.

Получено 9 VII 1987.

---

УДК 633.267 (470.13)

Бот. журн., т. 73, № 11

### Л. П. Турубанова, Б. М. Миркин

# О СУКЦЕССИЯХ В ПОСЕВАХ *PHALAROIDES ARUNDINACEA* (*POACEAE*) В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

L. P. TURUBANOVA, B. M. MIRKIN. ON SUCCESSIONS OF THE *PHALAROIDES ARUNDINACEA* (*POACEAE*) ARTIFICIAL COMMUNITIES IN MIDDLE TAIGA

В опытах с канареечником тростниковидным *Phalaroides arundinacea*, который высевался в условиях средней тайги, показано, что этот вид резко усиливает конкурентную мощность при внесении азотных удобрений. Соответственно резко снижается засоренность посевов трав как по массе, так и по числу видов-засорителей.

Изменения в посевах многолетних трав, протекающие в связи с онтогенезом культурных компонентов, представляют пример автогенных сукцессий (Миркин, 1984, 1985; Миркин и др., 1984). На характер сукцессии влияют многие факторы: особенности стратегии высеваемых культурных растений, наличие в почве банка семян и вегетативных зачатков, степень соответствия условий среды высеваемым растениям. Чем лучше условия почвы и климата соответствуют культурному доминанту, тем он устойчивее и тем выше его виолентность (Работнов, 1983; Миркин, 1985), а соответственно и влияние на остальные компоненты искусственного сообщества. Таким образом, вследствие пластичности стратегии один и тот же вид может по-разному раскрывать свои фитоценотические возможности в зависимости от условий среды. В этом сообщении рассматриваются особенности стратегии *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. в зависимости от режима минерального питания, который формируется в результате внесения различных доз азотных удобрений.

## Методика и условия эксперимента

Опыт был заложен в 1979 г. на слабоокультуренной минеральной сильноподзолистой почве с обработкой по общепринятой агротехнике. Посев канареечника был проведен 28 июня при норме высева 2 кг семян на гектар широко-

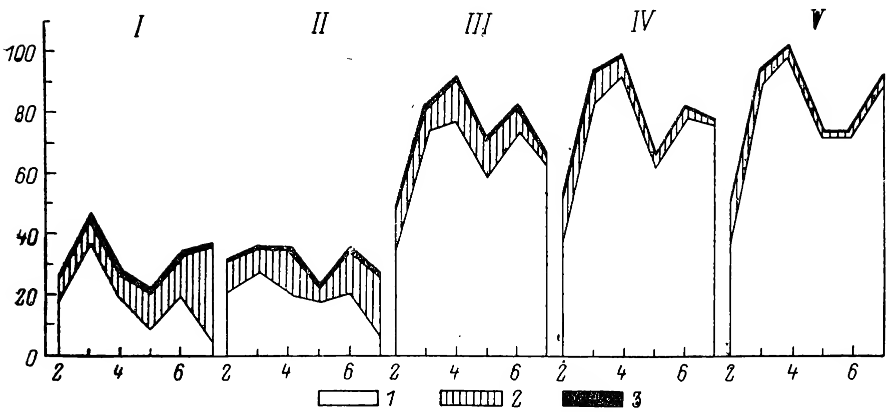


Рис. 1. Динамика продуктивности канареечниковых агроценозов.

*1* — канареечник, *2* — апофиты, *3* — антропохоры, *I* — контроль (без удобрений), *II* — $P_{60}K_{60}$, *III* — $P_{60}K_{60}N_{60}$, *IV* — $P_{60}K_{60}N_{120}$, *V* — $P_{60}K_{60}N_{180}$. По оси абсцисс — годы жизни травостоя, по оси ординат — урожайность (ц/га) в воздушно-сухом состоянии.

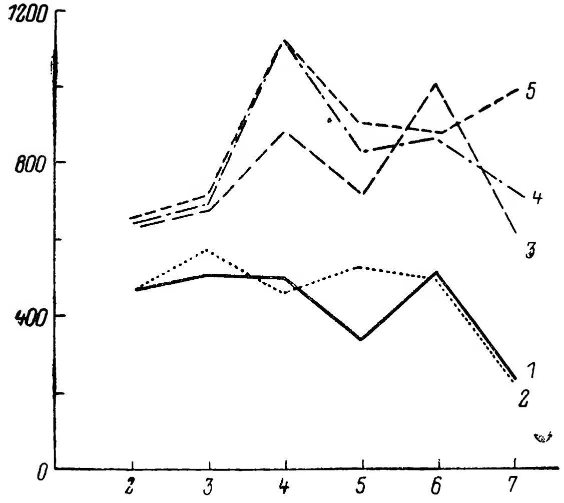


Рис. 2. Динамика числа побегов канареечниковых агроценозов.

*1* — контроль (без удобрений), *2* — $P_{60}K_{60}$, *3* — $N_{60}P_{60}K_{60}$, *4* — $N_{120}P_{60}K_{60}$, *5* — $N_{180}P_{60}K_{60}$. По оси абсцисс — годы жизни травостоя, по оси ординат — число побегов (шт/1 м²) внедрившихся видов.

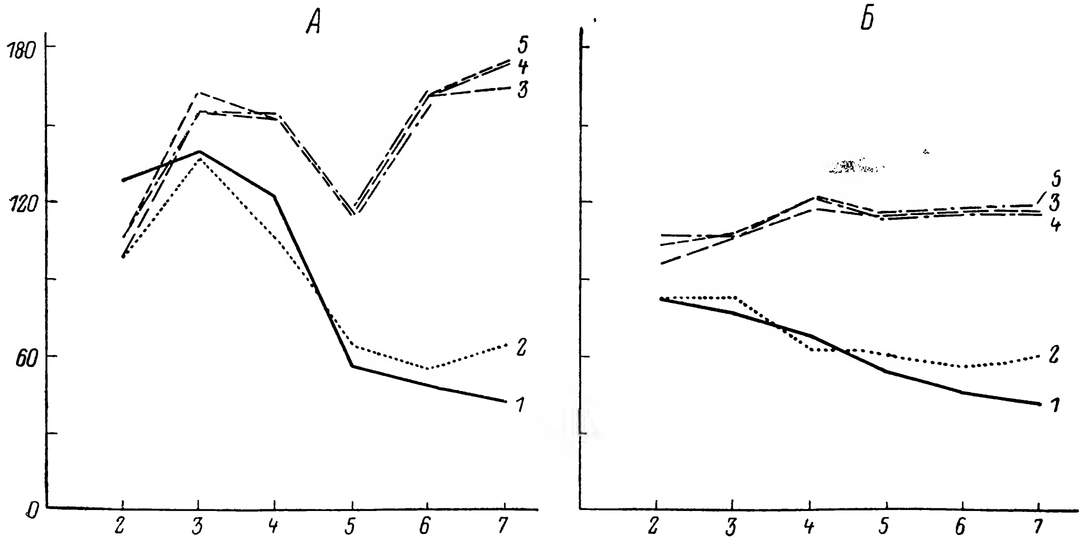


Рис. 3. Динамика высоты генеративных (*А*) и вегетативных побегов (*Б*).

**По оси** ординат — высота (см), остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

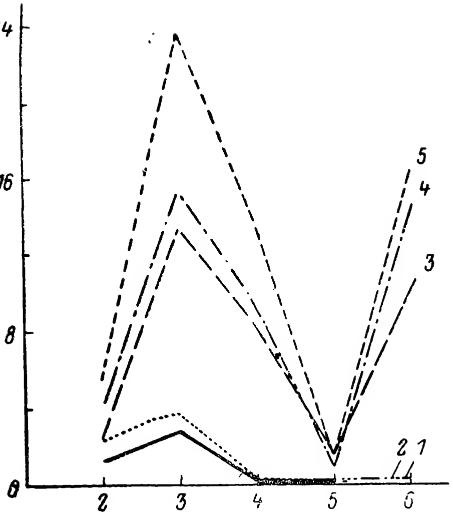


Рис. 4. Динамика генеративности канареечника.

По оси ординат — доля генеративных побегов (%), остальные обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.

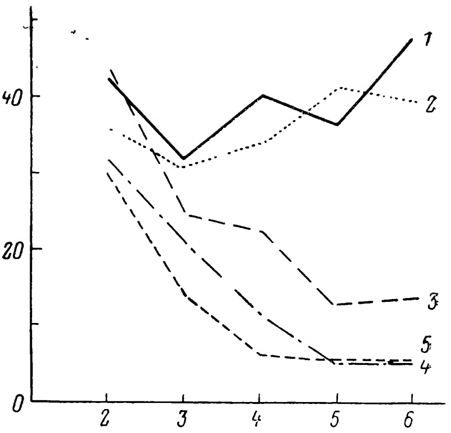


Рис. 5. Динамика числа видов, внедрившихся в посевы канареечника.

По оси ординат — число видов, остальные обозначения те же, что и на рис. 2—4.

рядным способом, беспокровно. С 1980 г. ежегодно вносили удобрение в дозах: О (контроль), $P_{60}K_{60}$, $P_{60}K_{60}N_{60}$, $P_{60}K_{60}N_{120}$, $P_{60}K_{60}N_{180}$. Размер делянок 5×50 м², повторность 4-кратная. Учеты проводили укосным методом в фазе массового колошения канареечника (в начале июля) на площадках 0.1 м² по 25 на каждую повторность (всего 100 учетов на каждый вариант). Укосы разбирали до вида в сыром и взвешивали в воздушно-сухом состоянии. Наблюдения проводили в течение 7 лет. За годы исследований вегетационный период в 1984 г. был наиболее сухой и теплый, а в 1983 г. 20—23 июня были заморозки со снегом. Среднегодовое количество осадков 550 мм/год.

## Результаты и их обсуждение

Результаты выполненного эксперимента представлены серией рисунков. На рис. 1 показано изменение урожайности (по данным первого укоса) и доли внедрившихся видов за 6 лет наблюдений по всем вариантам опыта. Поскольку урожайность является обобщенным параметром оценки степени доминирования, мы привели еще несколько рисунков по различным компонентам урожая — динамика числа побегов (рис. 2), динамика высоты побегов (отдельно более высоких генеративных и менее высоких вегетативных, рис. 3) и доли генеративных побегов (т. е. генеративности, рис. 4).

Обращают внимание повышение урожайности в большинстве вариантов со 2-го года жизни к 4-му, временное падение ее на 5-м году вследствие уже отмеченных неблагоприятных погодных условий и постепенное снижение от 6-го к 7-му году. Фосфорно-калийные удобрения не повышали урожай, прибавка урожая от внесения азотных удобрений в дозах $N_{60}$, $N_{120}$, $N_{180}$ в год максимального урожая составляла по отношению к контролю соответственно 64.7, 71.7, 75.1 ц/га. Повышение дозы азота снижало его эффективность, и потому окупаемость каждого внесенного килограмма азота урожаем при повышении его дозы менялась от 71 до 28 кг сена.

Увеличение числа побегов в любом варианте происходило по параболическому тренду: вначале оно возрастало, но затем убывало. Тем не менее к последнему году наблюдений плотность травостоя канареечника при высоких дозах азота была в 4 раза выше, чем при низких, что, конечно, усиливало эдификаторное влияние доминанта на прочие виды.

Кроме того, при высоких дозах удобрения с возрастом травостоя последовательно увеличивалась высота как генеративных, так и вегетативных побегов, в то время как на контроле и при фосфорно-калийных удобрениях с 4-го года жизни травостоя растения становились все более низкими. Наконец, внесение удобрений увеличивало долю генеративных побегов (генеративность), что также делало травостой более сомкнутым и затеняющим прочие виды.

Наибольший интерес представляет картина динамики внедрившихся видов. На рис. 1 не отражены урожайность и степень засоренности травостоя канареечника на 1-м году жизни, так как удобрения не вносили и все делянки представляли контроль. Тем не менее общий урожай был не выше 10 ц/га, а засоренность превысила 90—95 %. Со 2-го года, когда в результате онтогенетических процессов растения канареечника окрепли, произошло самоочищение травостоя от сорняков. В дальнейшем при отсутствии удобрений и при фосфорно-калийном удобрении от 2-го года к 7-му засоренность увеличилась повторно: на контроле до 80 %, а в варианте $P_{60}K_{60}$ до 78 %. В то же время внесение азота стимулировало виолентность, и канареечник расширил нишу за счет вытеснения внедрившихся на 1-м году жизни засорителей. К 7-му году жизни доля участия внедрившихся видов составила в вариантах $P_{60}K_{60}N_{60}$, $P_{60}K_{60}N_{120}$, $P_{60}K_{60}N_{180}$ соответственно 2, 5 и 3 %.

Еще более наглядно повышение виолентности канареечника проявляется при анализе числа внедрившихся видов (рис. 5) (для получения этого показателя учитывался весь список видов по четырем повторностям каждого варианта, т. е. в список включались и те виды, которые не попали на укосные площадки). При сходном видовом богатстве на 2-м году жизни (30—40 видов) на контроле и варианте $P_{60}K_{60}$ оно резко повысилось, а при внесении азота резко снизилось. В трех вариантах с азотными удобрениями число видов на 6-м году жизни было соответственно 14, 6 и 8.

В таблице приведены результаты учета динамики внедряющихся видов по 5 вариантам опыта за 6 лет наблюдений. Кратко прокомментируем поведение основных групп видов.

А. Злаки. В числе внедрившихся видов отмечено 7 злаков. По характеру реакции они подразделяются на 3 группы. К первой группе можно отнести всего 1 вид — *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Этот корневищный верховой злак уступает по виолентности канареечнику, тем не менее является достаточно сильным конкурентом, поддерживающим свое участие в травостое, как и канареечник, за счет вегетативного размножения корневищами. В вариантах без азота его участие меняется по U-образной кривой: на 3—4-м году жизни посева, когда канареечник особо активно образует новые побеги и увеличивает фитомассу, участие пырея несколько снижается, а затем начинает вновь увеличиваться. В варианте с невысокой дозой азотного удобрения массовый на 2-м году жизни травостоя пырей постепенно уменьшает свое участие, а при высоких дозах удобрений пырея достоверно меньше в травостое уже на 2-м году жизни и его относительное участие несколько уменьшается к 5—6-му году.

Ко второй группе относятся *Phleum pratense* и *Agrostis tenuis*; они последовательно увеличивают долю участия на контроле и при невысокой дозе азотного удобрения, но оказываются слабыми конкурентами при высоких дозах азота и к концу срока наблюдений практически выпадают из травостоя.

К третьей группе отнесем оставшиеся 4 вида, которые оказались слабыми конкурентами, и их примесь в травостоях была незначительна во всех вариантах опыта.

Б. Бобовые. Из числа бобовых лишь *Lathyrus pratense* оказался конкурентномощным видом, который резко увеличил свое участие в варианте

Динамика видов, внедрившихся наиболее массово под влиянием минерального удобрения (% от общей воздушно-сухой надземной фитомассы)

| Вид | Вариант опыта | Годы жизни травостоя | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2-й | 3-й | 4-й | 5-й | 6-й |
| | | **А. Злаки** | | | | |
| *Elytrigia repens* (L.) Nevski | I | 13.96 | 7.56 | 5.90 | 17.90 | 11.44 |
| | II | 17.53 | 4.68 | 7.80 | 10.42 | 14.81 |
| | III | 17.82 | 9.93 | 12.40 | 12.40 | 10.52 |
| | IV | 7.69 | 10.41 | 4.70 | 3.80 | 3.84 |
| | V | 7.95 | 3.69 | 2.30 | 2.10 | 4.20 |
| *Phleum pratense* L. | I | 1.48 | 1.83 | + | 10.55 | 7.13 |
| | II | 1.15 | 0.86 | .080 | 1.32 | 12.37 |
| | III | 0.41 | 0.08 | 0.20 | + | 0.01 |
| | IV | 0.01 | 0.38 | + | + | + |
| | V | 0.89 | 0.10 | 0.10 | + | 0.01 |
| *Agrostis tenuis* Sibth. | I | 0.21 | 3.66 | 4.40 | 6.02 | 4.22 |
| | II | 1.85 | 2.20 | 3.80 | 2.96 | 4.54 |
| | III | + | 0.01 | 1.10 | 0.10 | 0.06 |
| | IV | 0.01 | 0.24 | 0.40 | 0.10 | + |
| | V | 2.06 | 0.15 | 0.30 | 0.10 | 0.02 |
| *Alopecurus aequalis* Sobol. | I | 1.30 | + | 1.00 | + | 0.33 |
| | II | 0.36 | + | + | + | 0.04 |
| | III | 0.20 | + | + | + | 0.01 |
| | IV | 0.20 | + | + | + | + |
| | V | 0.58 | + | + | + | 0.02 |
| *Deschampsia cespitosa* (L). Beauv. | I | + | 0.03 | 0.40 | 0.98 | 0.17 |
| | II | 0.12 | 0.50 | + | 0.17 | 0.63 |
| | III | — | — | — | — | — |
| | IV | — | 0.01 | — | — | — |
| | V | — | 0.05 | — | — | — |
| *Poa palustris* L. | I | 0.15 | + | + | 0.08 | 0.04 |
| | II | 0.01 | + | + | 0.43 | 0.01 |
| | III | 0.04 | + | + | 0.20 | + |
| | IV | + | 0.10 | 0.30 | + | + |
| | V | 0.03 | + | + | 0.20 | 0.02 |
| *P. pratensis* L. | I | 0.25 | 0.21 | + | 0.78 | 1.43 |
| | II | 0.11 | 0.65 | + | 0.60 | 4.01 |
| | III | 0.03 | 0.11 | + | 0.10 | + |
| | IV | 0.88 | 0.88 | 0.20 | 0.10 | + |
| | V | 0.11 | 0.35 | 0.10 | 0.10 | 0.01 |
| | | **Б. Бобовые** | | | | |
| *Lathyrus pratensis* L. | I | — | — | 6.00 | 6.37 | 4.39 |
| | II | 0.45 | 2.42 | 14.00 | 5.70 | 14.50 |
| | III | — | — | + | — | — |
| | IV | 0.004 | — | — | — | — |
| | V | — | — | — | — | — |
| *Trifolium pratense* L. | I | — | — | 2.40 | 0.89 | + |
| | II | 0.23 | 1.93 | + | 4.24 | 2.59 |
| | III | — | — | 0.05 | — | — |
| | IV | — | 0.04 | — | — | — |
| | V | — | 0.01 | — | — | — |
| *Trifolium repens* L. | I | — | 0.32 | 3.30 | 2.14 | + |
| | II | — | — | — | 1.16 | + |
| | III | 0.01 | — | — | — | — |
| | IV | 0.004 | — | — | — | — |
| | V | 0.02 | — | — | — | — |

Продолжение

| Вид | Вариант опыта | Годы жизни травостоя | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2-й | 3-й | 4-й | 5-й | 6-й |
| *Vicia cracca* L. | I | 0.10 | 0.18 | + | 3.44 | + |
| | II | 0.10 | 0.17 | + | + | + |
| | III | 0.002 | — | — | — | — |
| | IV | — | — | — | — | — |
| | V | — | — | — | — | — |
| | В. Разнотравье | | | | | |
| *Rumex acetosella* L. | I | 4.21 | 1.34 | 0.70 | 0.07 | 0.16 |
| | II | 1.76 | 0.78 | + | 0.02 | 0.21 |
| | III | 2.51 | 0.06 | + | — | — |
| | IV | 0.57 | 0.05 | + | — | — |
| | V | 2.47 | 0.16 | + | — | — |
| *Spergula sativa* Boenn. | I | 1.63 | + | + | + | 0.10 |
| | II | + | + | + | + | 0.10 |
| | III | 0.49 | — | — | — | — |
| | IV | 0.08 | — | — | — | — |
| | V | + | — | — | — | — |
| *Cirsium setosum* (Willd.) Bess. | I | 0.78 | 0.82 | + | — | — |
| | II | 0.04 | 0.01 | + | 1.13 | 0.16 |
| | III | 0.07 | 0.40 | + | 0.30 | 0.01 |
| | IV | 0.21 | 0.35 | 0.10 | 0.50 | + |
| | V | 0.04 | 0.08 | 0.30 | 0.001 | + |
| *Achillea millefolium* L. | I | 0.43 | 0.01 | + | 0.01 | + |
| | II | 0.14 | 0.19 | + | 0.01 | + |
| | III | 0.01 | 0.11 | + | — | — |
| | IV | 0.62 | 0.02 | + | — | — |
| | V | 0.35 | 0.003 | — | — | — |
| *Equisetum* sp. | I | + | — | + | — | — |
| | II | 0.27 | 0.13 | + | 0.01 | — |
| | III | 0.02 | + | + | — | — |
| | IV | + | 0.03 | — | — | — |
| | V | 0.09 | — | — | — | — |
| *Rorippa palustris* (L.) Bess. | I | 0.14 | — | — | — | — |
| | II | + | 2 | — | — | + |
| | III | 0.30 | — | — | — | — |
| | IV | 0.31 | 0.01 | — | — | — |
| | V | 0.64 | — | — | — | — |
| *Chenopodium album* L. | I | 1.18 | — | — | — | — |
| | II | 1.07 | — | — | — | — |
| | III | 1.45 | — | — | — | — |
| | IV | 1.27 | — | — | — | — |
| | V | + | — | — | — | — |
| *Leucanthemum vulgare* Lam. | I | 0.11 | 0.08 | — | — | — |
| | II | 0.01 | 0.19 | 0.01 | 0.04 | 1.76 |
| | III | 0.05 | 0.07 | — | — | — |
| | IV | — | 0.02 | — | — | — |
| | V | — | — | — | — | — |
| *Leontodon autumnalis* L. | I | 0.15 | 0.04 | + | 0.76 | 0.68 |
| | II | 0.05 | + | + | 0.01 | + |
| | III | 0.29 | — | — | — | — |
| | IV | — | — | — | — | — |
| | V | 0.004 | 0.002 | — | — | — |
| *Veronica serpyllifolia* L. | I | 0.01 | 0.03 | 0.001 | 0.09 | 0.001 |
| | II | 0.14 | 0.01 | + | 0.06 | 0.33 |
| | III | 0.12 | 0.01 | — | — | — |

*Продолжение*

| Вид | Вариант опыта | Годы жизни травостоя | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2-й | 3-й | 4-й | 5-й | 6-й |
| *Veronica serpyllifolia* L. | IV | 0.04 | — | — | — | — |
| | V | 0.01 | — | — | — | — |
| *Cerastium holosteoides* Fries. | I | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.63 | 0.49 |
| | II | 0.01 | 0.06 | 0.01 | 0.52 | 1.22 |
| | III | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.10 | 0.01 |
| | IV | 0.14 | — | — | — | — |
| | V | 0.12 | — | — | — | — |
| *Stellaria graminea* L. | I | — | 0.01 | 0.01 | 0.14 | 0.01 |
| | II | — | — | — | 0.09 | 0.14 |
| | III | — | — | — | — | — |
| | IV | — | — | — | — | — |
| | V | — | — | — | — | — |
| Г. Осоки | | | | | | |
| *Carex leporina* L. | I | — | — | 0.01 | + | 1.80 |
| | II | — | — | + | + | 4.44 |
| | III | — | — | — | — | — |
| | IV | | — | — | — | — |
| | V | — | — | — | — | — |

Примечание. «+» — менее 0.01 %, «—» — вид отсутствует, I — контроль (без удобрения), II — $P_{60}K_{60}$, III — $N_{60}P_{60}K_{60}$, IV — $N_{120}P_{60}K_{60}$, V — $N_{180}P_{60}K_{60}$.

с фосфорно-калийными удобрениями, однако он полностью выпал при внесении азотных удобрений, которые усилили конкурентные возможности канареечника. Прочие виды оказались слабыми конкурентами канареечнику даже при внесении фосфорно-калийных удобрений.

В. Разнотравье. В целом эта группа видов оказывается слабым конкурентом канареечнику, тем не менее можно выделить 2 подгруппы по характеру поведения. Самая массовая группа, включающая по преимуществу антропохоры (*Rumex acetosella*, *Spergula sativa*, *Chenopodium album* и др.), объединила виды, которые уменьшают свое участие при отсутствии азотных удобрений и полностью исчезают на 2—3-м году жизни травостоя при внесении азота. Самый массовый вид в этой группе — *Rumex acetosella*, а вид с самой низкой конкурентной способностью — *Chenopodium album*. Дав «всплеск» участия на 2-м году жизни посева, он полностью исчезает к 3-му году. Апофитные виды, подобные *Leucanthemum vulgare* и *Leontodon autumnalis*, при отсутствии удобрений, фосфорно-калийных удобрениях и даже при невысокой дозе полного минерального удобрения (только *Leucanthemum vulgare*) несколько увеличивают свое участие, но также полностью выпадают при повышении дозы азота.

Г. *Carex leporina* вела себя аналогично, хотя ее внедрение в травостой произошло лишь на 4-м году его жизни.

Без специальных экспериментов трудно однозначно ответить на вопрос: за какие факторы конкуренция в травостое канареечника оказалась наиболее острой — за свет или за факторы минерального питания (воды, нужно полагать, в условиях эксперимента в почве достаточно)? Видимо, основная конкуренция в травостое происходила за свет, и мощные растения канареечника затеняли более низкие растения внедряющихся видов.

Выполненный эксперимент подтверждает данные литературы (Медведев, 1965; Николаенок, 1973; Соколова, 1974; Ryswyk et al., 1974; Покровский, 1975; Bockholt, Bauer, 1978; Приступа, 1980; Kalbe, 1981; Харкевич, 1982;

Foss, 1983; Шуль, 1984, и др.) о том, что канареечник тростниковидный — растение богатых почв, и потому при внесении азотных удобрений он способен формировать чистые травостои, которые характерны и для природных травостоев ассоциации Phalaroidetum arundinacea (Koch 1926 n. n.) Lill. 1933. При ухудшении условий его конкурентные возможности резко снижаются, и потому травостои быстро засоряются.

## ЛИТЕРАТУРА

*Медведев П. Ф.* Влияние дополнительной подкормки азотом на урожайность злаковых трав. — Науч. тр. СЗНИИСХ, 1965, вып. 8, с. 176—182. — *Миркин Б. М.* Антропогенная динамика растительности. — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, Т. 5. М.: ВИНИТИ, 1984, с. 139—209. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с. — *Миркин Б. М.*, *Горская Т. Г.*, *Нуритдинов И. Ф.* и др. Травосеяние и фитоценология. — Биол. науки, 1984, № 3, с. 5—15. — *Николаенок В. Т.* Эффективность минеральных удобрений на пойменных лугах Волхов-Ильменской низменности. — Науч. тр. СЗНИИСХ, 1973, вып. 23, с. 148—157. — *Приступа В. Л.* Урожай и качество канареечника тростниковидного на торфяных почвах в зависимости от удобрений и количества укосов. — В кн.: Корма и кормопроизводство. Киев, 1980, с. 30—32. — *Покровский В. Е.* Приемы возделывания и использования канареечника тростниковидного в условиях Новгородской области: Автореф. дис. . . . канд. с.-х. наук. Новгород, 1975. 20 с. — *Работнов Т. А.* К методике анализа результатов долголетних опытов на лугах. — Экология, 1983, № 3, с. 17—23. — *Соколова А. В.* Канареечник тростниковидный. — Земля родная, 1975, № 5, с. 30—31. — *Харкевич С. С.* Дикорастущие кормовые злаки советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 240 с. — *Шуль Д. И.* Продуктивность многолетних трав в зависимости от удобрений при различных режимах использования: Автореф. дис. . . . канд. с.-х. наук. Киев, 1984. 24 с. — *Bockholt R.*, *Bauer U.* Leistungsvermögen von Knaulgras, Rohrglanzgras, Rohrschwingel und Immergrüner Trespe Bei hoher Stickstoffdüngung und Bewasserung. — Tagungsbericht. Akad. Landwirtsch.-Wis., Berlin, 1978, N 155, S. 6—15. — *Foss J. G.* Persistense, yield and quality of reed canary grass (*Phalaris arundinacea* L.) varieties at different sites in Norway. — Meld. Norges Landbrukshogskole, 1983, vol. 62, N 26, p. 1—31. — *Kalbe B.* Erfarungen beim Abbau von Rohrglanzgras zur Saatgutgewinnung. — Saat-Pflanzgut, 1981, Hf 10, N 22, S. 156—157. — *Ryswyk A. L.*, *Pringle W. L.*, *Neufeld J. H.* Response of reed canary grass grown on the British Columbia organic soils to N, P, K and lime. — Canad. J. Plant. Sci., 1974, vol. 54, N 3, p. 273—285.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар,
Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 9 X 1986.

---

УДК 581.526.323 (262.5) : 528.9

Бот. журн., т. 73, № 11

### Н. С. Костенко

# КАРТИРОВАНИЕ ФИТОБЕНТОСА АКВАТОРИИ КАРАДАГСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА АН УССР (ЧЕРНОЕ МОРЕ)

N. S. KOSTENKO. MAPPING OF PHYTOBENTHOS IN AQUATIC REGION OF THE KARADAGH STATE RESERVATION OF THE UKRAINIAN ACADEMY OF SCIENCIES (THE BLACK SEA)

Приводится методика картирования макрофитобентоса в условиях Карадагского государственного заповедника АН УССР. Рассмотрены практические приемы крупномасштабной съемки. Составлена крупномасштабная геоботаническая карта донной растительности М 1 : 5000 и 1 : 10 000. Установлено, что из 809 га акватории Черного моря, отведенной под заповедник, 471.6 га занято донной растительностью. Выделено и описано 16 ассоциаций и растительных группировок. Полученные данные, отражающие современное состояние фитобентоса Карадага, являются достаточными для организации оперативного контроля за состоянием акватории заповедника по гидробиологическим показателям.

В условиях возрастающего антропогенного воздействия на экосистемы Черного моря особую актуальность приобретают региональные картографические работы, которые позволяют количественно оценить состояние донной растительности. Опыт картографического отображения макрофитобентоса уже накоплен для различных районов Черного моря. Крупномасштабным картированием донной растительности у кавказских берегов занимался К. М. Петров (1960а, 1961). Картосхемы распределения фитобентоса имеются для отдельных районов моря: Новороссийской бухты за период с 1930 по 1968 гг. (Калугина-Гутник, 1970), Карадага (Калугина-Гутник, 1976), Южного берега Крыма (Калугина-Гутник, 1973) и советских берегов Черного моря в целом (Калугина-Гутник, 1975). Методика картографирования и исследования фитобентоса рассматривается в ряде работ (Петров, 1960б, 1964, 1965; Киреева, 1965; Громов, 1973; Денисов, 1979).

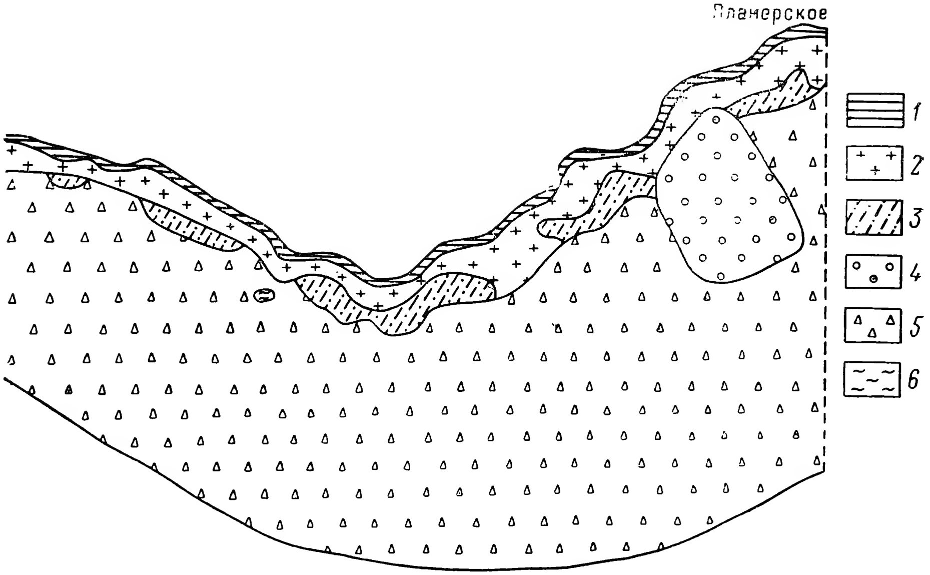
Особенно актуально проведение картографических исследований на охраняемых акваториях, в число которых на Черном море входит Карадагский государственный заповедник, расположенный в юго-восточной части Крыма. Целью настоящей работы были разработка методики крупномасштабного картирования донной растительности и составление геоботанической карты заповедной акватории Карадага. Некоторые результаты этой работы опубликованы в предварительных сообщениях (Костенко, 1986; Костенко, Кондратьев, 1987).

## Материал и методика

Летом 1984 г. Карадагским государственным заповедником АН УССР совместно с Украинским лесоустроительным предприятием было проведено картирование донной растительности на площади 809 га и составлены карта М 1 : 10 000 (см. рисунок) и сводная карта М 1 : 5000. Картографической основой служили топографическая карта М 1 : 10 000 и материалы аэрофотосъемки М 1 : 11 000. Рабочий вариант карты составлялся для М 1 : 500. Работы выполняли легководолазы клуба «Паллада» (г. Феодосия).

Рекогносцировочная съемка показала, что наиболее богатая и разнообразная растительность сосредоточена в прибрежной зоне шириной немногим более 100 м. Поэтому обследовали всю 8-километровую береговую зону заповедника на основе закладки 260 гидроботанических разрезов длиной 125 м каждый, расстояние между которыми составляло 25—50 м, и 10 однокилометровых разрезов, прокладываемых с помощью акваплана и расположенных на расстоянии 500—1000 м.

Соблюдение заповедного режима потребовало использования тихоходного и экологически безвредного плавсредства. Таким требованиям отвечал ял-6. Было отлажено взаимодействие береговой и морской служб. Первая включала геодезиста и его помощника, вторая — гидробиолога, двух человек команды (один на веслах, другой на корме яла) и трех легководолазов. Геодезист и его помощник размечали береговую линию, устанавливали деревянные створные знаки высотой 2 м, закрепляли нулевую отметку фала у уреза воды. Использовали капроновый фал диаметром не менее 10 мм, чтобы избежать его скручивания и завязывания случайных узлов в момент работы. Растяжка 125-метрового, смотанного в бухту фала осуществлялась с кормы яла. В момент выставления фала в створе к последней метке привязывали груз и буек с другим фалом длиной не менее 15 м и опускали в воду. Геодезист с помощью теодолита или буссоли делал отметку. Для обеспечения оперативности проводимых работ в акватории выставляли сразу 3 фала. Следует отметить, что каждый из трех 125-метровых фалов был размечен гибкими табличками на тонкой пластиковой основе с интервалами в 5 м. Гибкость табличек предотвращала их раскалывание при протягивании фала через борт. Узлы крепления табличек к фалу оплавлялись для того, чтобы они не развязывались в воде.



Фрагмент карты донной растительности акватории Карадагского государственного заповедника, М 1 : 10 000.

*1* — асс. Dilophus fasciola f. repens+Polysiphonia opaca+Ceramium ciliatum+Enteromorpha compressa. *2* — асс. Cystoseira crinita+C. barbata—Cladostephus verticillatus—Corallina mediterranea, *3* — асс. (Cystoseira barbata)—Phyllophora nervosa—Cladophora dalmatica, *4* — асс. Zostera nana, *5* — асс. Polysiphonia elongata—Zanardinia prototypus, *6* — группировка с *Eudesme virescens*.

Водолаз, проходящий вдоль фала, был оснащен двумя планшетами: одним — пластиковым, необходимым для записи через каждые 5 м глубины, характера грунтов, доминирующих видов водорослей, другим — всплывающим с нашитыми с обеих сторон и пронумерованными карманами из мельничного газа с продернутой по верхнему краю резинкой, который служит для отбора проб водорослей через каждые 25 м отметки фала. После прохождения разреза оба планшета подавались водолазом на борт яла, где записи переносили в журнал и проводили предварительное определение водорослей.

При обследовании разрезов длиной 1 км использовали подводную телевизионную установку, помещенную на специализированном судне (например, БГК).

Как показал опыт, при прокладке 1-километровых гидроботанических разрезов применение фала длиной в 1000 м с разметкой через каждые 20 м нецелесообразно, так как его громоздкость мешает оперативному проведению работ. Наиболее удобным в этом случае оказался акваплан, широко используемый спортсменами-подводниками. Водолаз с аквапланом проходил по разрезу, придерживаясь заданного направления по компасу. Через каждые 20 м отсчета производили отметку глубины и грунта, а через каждые 100 м — отбор проб водорослей. В дополнение к гидроботаническим разрезам проводили закладку пробных площадей и описание донной растительности на постоянных участках вдоль береговой линии на глубинах от 0 до 20 м. Отбор проб производили на глубинах 0, 1, 3, 5, 10, 15, 20, 25 м по методике, изложенной А. А. Калугиной-Гутник (1969). Вместо рамки 50×50 см использовали трансекту, изготовленную инженером А. Ф. Кондратьевым, конструктивные особенности которой в настоящее время исследуются на патентоспособность. Трансекту выкладывали на дне 2 водолаза и по таблице случайных чисел в соответствии с номерами ячеек (размер 50×50 см) производили выборку макрофитов в маркированные мешки, закрепленные на планшете.

## Результаты и обсуждение

На основании полученных данных было выявлено, что на 809 га акватории Черного моря, отведенной под заповедник, донная растительность располагается на площади 471.6 га, что составляет 58.2 % морской части заповедника. Выделено и описано 16 ассоциаций и экологических группировок (см. рисунок).

1. Ассоциация Cystoseira crinita+C. barbata—Cladostephus verticillatus—Corallina mediterranea простирается вдоль всей 8-километровой береговой линии заповедника на глубинах от 0.5 до 14 м и занимает площадь 71.85 га (15.2 %). Фитоценозы 4-ярусные, полидоминантные, многолетние, с хорошо развитым растительным покровом. Общее проективное покрытие 80—100 %, средняя высота 60—70 см. В I ярусе произрастают *Cystoseira crinita* Bory (70—80 %, soc.) и *C. barbata* (Good. et Wood.) Ag. (20—30 %, cop.$_1$), создающие экологическую обстановку в сообществе; во II ярусе — *Cladostephus verticillatus* (Lightf.) Ag. и *Dilophus fasciola* (Roth) Howe, проективное покрытие 40—50 %, высота 3—4 см; III ярус образован низкорослыми водорослями — *Corallina mediterranea* Aresch. (30—40 %, cop.$_1$), *Cladophora dalmatica* Kütz. (40—50 %, cop.$_3$), *Gelidium latifolium* (Grev.) Born et Thur. (10—15 %, cop.$_1$), общее проективное покрытие 60—70 %, высота яруса 1—2 см; IV ярус представлен корковыми водорослями, покрывающими поверхность скал и камней (виды *Dermatholiton*, *Melobesia*, *Cruoriopsis*, *Ralfsia*). Средняя биомасса видов цистозировой ассоциации достигает 3500 г/м$^2$, общие запасы составляют 2522 т сырой массы.

2. Ассоциация (Cystoseira barbata)—Phyllophora nervosa—Cladophora dalmatica. Встречается на твердых грунтах на глубине от 3 до 12 м, на площади 20.95 га (4.4 %) и граничит с цистозировой ассоциацией. *Phyllophora nervosa* DC. распространена среди зарослей цистозиры и только на глубине 10 м в районе Пограничной бухты и напротив Черного оврага образует самостоятельные фитоценозы. Ассоциация 4-ярусная. Ярус I представлен отдельными экземплярами *C. crinita* и *C. barbata*, высотой 40—60 см, с проективным покрытием 10—20 %. Во II ярусе высотой 8—16 см произрастает *Ph. nervosa* (проективное покрытие 50—60 %), *C. verticillatus* (5—10 %, cop.$_1$), *Nereia filiformis* (J. Ag.) Zanard. (1—2 %) и *Codium vermilara* (Olivi) Delle Chiaje (1—2 %, sp.). Ярус III образован низкорослыми дерновинами *C. dalmatica*, *C. mediterranea*, видов рода *Gelidium*, имеет высоту 1—3 см и проективное покрытие 15—20 %. Ярус IV состоит из корковых водорослей (виды *Peyssonnelia*, *Cruoriopsis*, *Zanardinia*). Средняя биомасса фитоценозов цистозирово-филлофоровой ассоциации равна 1736 г/м$^2$, запасы — 363.7 т.

3. Ассоциация Polysiphonia elongata—Zanardinia prototypus распространена на илисто-песчаном ракушечнике на глубине от 10—12 м до 20—25 м. Нижняя граница ассоциации проходит на расстоянии 80 м от скалистых и обрывистых берегов и 1 км — на остальной акватории. Ассоциация занимает 367.8 га, что составляет 78 % площади, покрытой донной растительностью.

Фитоценозы полисифониево-занардиниевой ассоциации простые, открытые, олигодоминантные. Растения находятся на значительном расстоянии друг от друга, поселяясь на створках моллюсков, асцидиях, губках. В I ярусе высотой 10—12 см произрастают *Polysiphonia elongata* (Huds.) Harv., *Dilophus fasciola* (Roth) Howe, *N. filiformis*, *Chondria tenuissima* (Good. et Wood.) Ag., *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf., *Stilophora rhizodes* (Ehr.) J. Ag. Для II яруса характерны *Ectocarpus confervoides* (Roth) Le Jolis, *Eudesme virescens* (Carm.) J. Ag., *Apoglossum ruscifolium* (Turn.) J. Ag. Ярус III образован корковыми водорослями *Zanardinia prototypus* Nardo и *Peyssonnelia* sp. Средняя биомасса видов ассоциации составляет 49.5 г/м$^2$, общие запасы водорослей — 182 т.

4. Ассоциация Zostera nana расположена в западной части бухты Коктебель, на глубине 5—12 м, где преобладают илисто-песчаные грунты на пло-

щади 11 га (2.3 %). Ярус I образован *Zostera nana* L., высота 24—50 см, проективное покрытие 25—100 %. Фитоценозы имеют вид отдельных пятен или полос, сплошных зарослей не образуют. В составе ассоциации на твердых грунтах обнаружены виды водорослей, которые образуют II и III ярусы цистозировых и цистозирово-филлофоровых фитоценозов. Средняя биомасса видов этой ассоциации равна 111 г/м$^2$, запасы — 11 т.

5. Ассоциация Enteromorpha linza—Ulva rigida распространены у мыса Биостанции на глубине 0—1 м в районе впадения в море пересыхающего ручья и занимает площадь 0.2 га. В I ярусе высотой до 20—30 см произрастает *Enteromorpha linza* (L.) J. Ag. с проективным покрытием 100 %. Во II ярусе — мезосапробный вид *Ulva rigida* Ag. высотой до 11 см. В состав ассоциации входит большое число видов зеленых водорослей с коротким сроком вегетации. Средняя биомасса сообщества колеблется в очень широких пределах. Это обусловлено тем, что водоросли, произрастающие в зоне верхней сублиторали, в значительной степени подвержены влиянию абиотических факторов. Появление данной ассоциации у Карадага отмечено в 1980 г. и свидетельствует о попадании значительного количества органических веществ в прибрежную зону у западной границы заповедника.

6. Ассоциация Ulva rigida—Apoglossum ruscifolium, расположенная у скалы Золотые ворота и в Мышиной щели на глубине 0—2 м, сформировалась давно благодаря постоянному поступлению в воду органических и биогенных веществ вместе с пометом летучих мышей и чаек, ютящихся на склонах высоких скал (Морозова-Водяницкая, 1936). В 1981 г. были исследованы фитоценозы этой ассоциации (Костенко, 1982). Проективное покрытие водорослей составляет 70—90 %. В I ярусе высотой 6—18 см доминирует *U. rigida* (20—30 %, cop.$_1$); во II ярусе высотой 2—3 см — тенелюбивая красная водоросль *A. ruscifolium* (10—60 %, cop.$_1$). На глубине 2 м средняя биомасса составляет 850 г/м$^2$, а на поверхности скалы, лишенной прямых солнечных лучей, — 44—88 г/м$^2$. В состав ассоциации входят виды, обычные для цистозировой ассоциации.

7. Ассоциация Dilophus fasciola f. repens+Polysiphonia opaca+Ceramium ciliatum+Enteromorpha compressa распространена узкой полосой вдоль всей береговой линии заповедника, кроме мыса Биостанции, на глубине от 0 до 3 м на участках, не занятых цистозировой ассоциацией, на площади 5.9 га. В сообществе представлены в основном однолетние формы. Проективное покрытие составляет 10—75 %. В I ярусе присутствует *D. fasciola*, во II ярусе — *P. opaca* (Ag.) Zanard., *Ceramium ciliatum* (Ell.) Ducl., *E. compressa*. Для ассоциации характерно пышное развитие *Padina pavonia* (L.) Gaill., располагающейся пятнисто. Средняя биомасса сообщества составляет 432 г/м$^2$.

8. Ассоциация Nemalion helminthoides—Laurencia papillosa приурочена к прибойным местам, где нет источников загрязнения и опреснения. Ярус I образован *Nemalion helminthoides* (Vell.) Batt (30—50 %, cop.$_2$, высота 20—60 см), II — *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. (40—60 %, cop.$_1$, высота яруса 4—6 см) и *E. compressa* (10—15 %, sp., высота 5—6 см). На отвесных скалах и утесах ширина зарослей составляет 5—15 см. Фитоценозы обнаружены у уреза воды на скалах Иван Разбойник, Золотые ворота, Стрижевой, обрыве хр. Хоба-Тепе, на мысах Слон, Плойчатый, Тупой, Мальчин и на глыбах, выступающих из воды от Северной Сердоликовой бухты до бухты Пасха.

Наряду с типичными для Черного моря ассоциациями нами выделены растительные группировки, отнесение которых к отдельным ассоциациям на данном этапе исследования не представляется возможным.

9. Группировки с доминированием *U. rigida* встречаются на отвесных скалах на глубине от 6 до 15 м, где входят в состав цистозирово-филлофоровой ассоциации, и на галечниковом грунте на глубинах свыше 12 м на границе цистозирово-филлофоровой и полисифониево-занардиниевой ассоциаций в рай-

оне бухт Пограничной, Барахты и Сердоликовых. Популяции ульвы занимают горизонтальную поверхность основания грота Шайтана на глубине 5—10 см.

10. Группировка с доминированием *A. ruscifolium* обнаружена в районе Кузьмичева камня, Разбойничьей и Сердоликовой бухт, хр. Хоба-Тепе на глубине свыше 12 м на галечном грунте среди фитоценозов полисифониево-занардиниевой ассоциации и занимает площадь 0.14 га.

11. Группировка с доминированием *E. siliculosus* обнаружена на глубине 4—5 м среди водорослей цистозировой ассоциации в районе Сердоликовой и Гравийной бухт на глубине 10—12 м от Кузьмичева камня до скалы Левинсона-Лессинга и до Пограничной бухты, в Сердоликовых бухтах, а также между Гравийной и Лягушачьей бухтами на песчано-галечном грунте среди водорослей полисифониево-занардиниевой ассоциации на площади 0.34 га.

12. Группировка с доминированием *E. virescens* обнаружена в районе Кузьмичева камня, Пограничной и Сердоликовой бухт, между Гравийной и Лягушачьей бухтами на глубине более 12 м на песчано-галечном грунте среди полисифониево-занардиниевой ассоциации на площади 0.16 га.

13. Группировка с доминированием *P. pavonia* приурочена к глубинам 12—14 м и образует отдельные фрагменты среди полисифониево-занардиниевой ассоциации в районе скалы Левинсона-Лессинга, Пуццолановой и Сердоликовой бухт, где она располагается на площади 0.01 га. Данные о нахождении падины на указанных глубинах в литературе отсутствуют.

14. Группировка с доминированием *E. intestinalis* располагается локально на скалах Средней Сердоликовой бухты и хр. Хоба-Тепе выше уреза воды в неглубоких впадинах, куда попадает дождевая вода, стекающая с гор.

15. Группировка из красных корковых водорослей обнаружена в глубине грота Шайтана выше уреза воды. Занимает площадь всего несколько квадратных метров. Образована видами *Cruoriopsis* и *Peyssonnelia*, проективное покрытие которых составляет 77 %.

16. Группировка с доминированием *U. rigida* и *E. intestinalis* встречена на глубине 12 м в районе Сердоликовых бухт на галечном грунте среди водорослей полисифониево-занардиниевой ассоциации.

В заключение следует отметить, что данные, полученные при крупномасштабном картировании, могут служить основой при изучении динамики донной растительности заповедника. Появление энтероморфово-ульвовой ассоциации у западной границы заповедника и ульвовых группировок в районе Сердоликовых бухт является свидетельством неблагоприятных тенденций в развитии донной растительности региона. Возрастание эвтрофирования района Карадага может привести к сокращению площадей, занятых олигосапробными дилофусовой, цистозировой и цистозирово-филлофоровой ассоциациями, и дальнейшему распространению сообществ, образованных зелеными водорослями.

## ЛИТЕРАТУРА

*Громов В. В.* Методика подводных фитоценотических исследований. — В кн.: Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1973, с. 69—73. — *Денисов Н. Е.* Методика обследования количественных сборов и картографирования бентоса шельфа с применением водолазной техники. — В кн.: Подводные методы в морских биологических исследованиях. Апатиты, 1979, с. 85—95. — *Калугина А. А.* Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники. — В кн.: Морские подводные исследования. М.: Наука, 1969, с. 105—113. — *Калугина-Гутник А. А.* Значение водорослей-макрофитов в оценке загрязненности воды прибрежной части Черного моря. — В кн.: Океанографические аспекты самоочищения моря от загрязнения. Киев: Наук. думка, 1970, с. 203—217. — *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос южного побережья Крыма и его фитогеографический состав. — В кн.: Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1973, с. 50—68. — *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Черного моря. Киев: Наук. думка, 1975. 246 с. — *Калугина-Гутник А. А.* Донная растительность района Карадага Черного моря и ее изменения за последние 20 лет. — В кн.: Биология моря. Вып. 36. Киев: Наук. думка, 1976, с. 3—17. — *Киреева М. С.* Значение подводных визуальных наблюдений при изучении распределения запасов водорослей. — В кн.: Развитие морских подводных исследований. М.: Наука, 1965, с. 23—33. — *Костенко Н. С.* Синэкологические ряды фитоценозов сублиторали Золотых ворот Карадага. — В кн.: Биология шельфовых зон Мирового океана (Тез. докл. на II Всесоюз. конф. по морской биологии, Владивосток, сентябрь, 1982). Ч. 1. Владивосток, 1982, с. 33—34. — *Костенко Н. С.* Крупномасштабная карта донной растительности акватории Карадагского госзаповедника (Черное море). — В кн.: Тр. 17-й науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ, Москва, апрель 1986. Ч. 3. М., 1986, с. 106—110. Деп. в ВИНИТИ 15.09.86, № 6662-В. — *Костенко Н. С.*, *Кондратьев А. Ф.* Геоботаническое картирование прибрежной зоны Карадагского заповедника. — В кн.: Актуальные проблемы современной альгологии (Тез. докл. на I Всесоюз. конф., Черкассы, 23—25 сентября 1987 г.). Киев: Наук. думка, 1987, с. 115—116. — *Морозова-Водяницкая Н. В.* Водоросли окрестностей Карадага.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1936, т. 5, с. 233—271. — *Петров К. М.* Подводная растительность Черноморского прибрежья Северного Кавказа и Таманского полуострова. I. — Вестн. ЛГУ. Геология. География, 1960а, вып. 3 (№ 18), с. 124—143. — *Петров К. М.* Методика крупномасштабного внутриландшафтного картирования подводных физико-географических комплексов. — Учен. зап. Латв. гос. ун-та им. П. Стучки. Географические науки, 1960б, т. 37, № 21, с. 227—233. — *Петров К. М.* Подводная растительность Черноморского прибрежья Северного Кавказа и Таманского полуострова. II. — Вестн. ЛГУ. Геология. География, 1961, вып. 2 (№ 18), с. 116—134. — *Петров К. М.* Вопросы изучения и картирования подводной растительности (фитобентоса морей). — В кн.: Геоботаническое картирование. М.; Л.: Наука, 1964, с. 24—35. — *Петров К. М.* Применение водолазных исследований и аэрометодов при изучении подводной растительности морей. — В кн.: Развитие морских подводных исследований. М.: Наука, 1965, с. 34—41.

Карадагское отделение
Института биологии южных морей АН УССР,
п/о Курортное Судакского р-на Крымской обл.

Получено 19 IX 1987.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 56 (575.172)+(574)

Г. П. Пнева

## НОВЫЙ ТРЕТИЧНЫЙ ВИД РОДА *APONOGETON* (*APONOGETONACEAE*) ИЗ КАЗАХСТАНА И КАРАКАЛПАКИИ

G. P. PNEVA. A NEW TERTIARY SPECIES OF THE GENUS *APONOGETON* (*APONOGETONACEAE*) FROM KAZAKHSTAN AND KARAKALPAKIYA

Описывается новый третичный вид *Aponogeton zhilinii* по двум отпечаткам, обнаруженным в разных точках Казахстана. Голотип происходит из отложений верхнего олигоцена г. Ашутас (Восточный Казахстан), второй экземпляр определен ранее как *Aponogeton* sp. (Жилин, 1974) из местонахождения Киньяк (Западный Казахстан, аквитан). Находка расширила представление о возрастном и территориальном распространении рода *Aponogeton*.

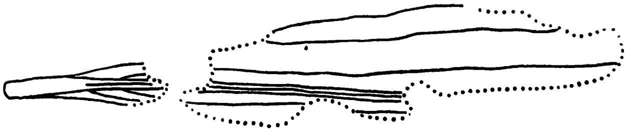
**Aponogeton zhilinii Pneva sp. nov.** описывается по двум отпечаткам листьев, обнаруженным в разных точках Казахстана. Голотип происходит из отложений верхнего олигоцена г. Ашутас (Восточный Казахстан), второй экземпляр — из аквитанского местонахождения Киньяк (Северная Каракалпакия). Как и ранее установленный в Западном Казахстане вид *A. tertiarius* Zhil. (Жилин, 1974а), новый вид, представитель рода, ныне распространенного в тропиках, встречен среди преимущественно древесных растений, характерных для тепло-умеренной флоры тургайского экологического типа.

При просмотре коллекции отпечатков листьев, собранной Н. Н. Беляевым в 1910 г., был обнаружен отпечаток с характерным жилкованием: параллельно идущие главные жилки и наклонно расположенные между ними очень частые боковые жилки. Впервые отпечатки фрагментов лентовидных листьев с жилкованием подобного типа были обнаружены С. Г. Жилиным (1974а) в Западном Казахстане (Кумсуат, верхний олигоцен) и отнесены к первому третичному виду рода *Aponogeton* — *A. tertiarius* Zhil. Этот вид описан им на большом ископаемом материале (230 экз.), содержащем образцы, на которых сохранились все части листа (основание, верхушка), и позволяющем представить себе размеры листовой пластинки.

В 60 км к юго-юго-западу от Кумсуата, на территории Каракалпакии, в местонахождении Киньяк (аквитан) был обнаружен еще 1 экз. *Aponogeton*. Жилин выделяет его в качестве самостоятельного вида (без видового эпитета), поскольку он отличается от *A. tertiarius* характером жилкования. Образец, обнаруженный нами в коллекции из Ашутаса, и киньякский экземпляр близки по ряду признаков, что позволило объединить их в один вид, описываемый ниже.

**Aponogeton zhilinii Pneva sp. nov.** — *Aponogeton* sp.: Жилин, 1974, Бот. ж. 59, 8 : 1203, табл. 1, фиг. 9, 10; он же, 1974, Третичн. фл. Устюрта : 69, табл. XVII, фиг. 7, 8. — См. таблицу на вклейке, *1—4*; см. рисунок.

Листья с черешками, пластинка лентовидная (ремневидная), верхушка не сохранилась. Основание клиновидное. В коллекции из Ашутаса обнаружен один отпечаток нижней части листа (длина сохранившейся части 6.5 см, ши-



*Aponogeton zhilinii*, нижняя часть листа, голотип, кол. 1709, обр. 401.

рина 4 см) с черешком. Основание узкоклиновидное, постепенно низбегающее на черешок. Край цельный, сохранился лишь на небольшом участке — в нижней части листа он чуть заметно подвернут, а в верхней смят и оборван. Жилкование перисто-параллельное (параллельнобежное): 7 главных параллельных друг другу жилок выходят из черешка, центральная жилка шириной до 1.5 мм состоит на всем сохранившемся отрезке из 3 жилочек. Главные жилки соединяются между собой тонкими очень частыми поперечными жилками, отходящими от главной под углом 45—55° (на 1 см приходится 22—24 поперечные жилки).

Тип: отпечаток нижней части листа, обр. 401/1709 (БИН), в. олигоцен, г. Ашутас. — См. таблицу на вклейке, *1—3*, см. рисунок.

Исследованные экземпляры. кол. 1709, обр. 401; кол. 1012, обр. 60 с противоотпечатком 60А.

Местонахождения. Ашутас, в. олигоцен (Восточный Казахстан) и Киньяк-1, аквитан (Каракалпакия).

Замечания. В ископаемом состоянии отпечатки этого рода впервые описаны Жилиным (1974а, б) из Западного Казахстана. Наиболее важным признаком рода *Aponogeton*, отличающим его от других родов однодольных с ремневидными листьями и, в частности, от видов *Potamogeton*, является строение центральной жилки, состоящей из 3 жилочек на всем протяжении пластинки (Жилин, 1974а: 1206). Помимо этого, у *Potamogeton* жилки второго порядка (поперечные) менее частые по сравнению с *Aponogeton*.

Жилин в Западном Казахстане и на севере Каракалпакии установил 2 вида рода *Aponogeton*: *A. tertiarius* Zhil. из верхнего олигоцена Кумсуата (Казахстан) и *Aponogeton* sp. из аквитана Киньяка (Каракалпакия). Последний не мог быть отнесен к *A. tertiarius* на том основании, что отличается очень часто расположенными вторичными жилками («перекладинами»). Подобное жилкование наблюдается и у ашутасского экземпляра; кроме того, оба отпечатка имеют еще один общий признак: больший наклон вторичных жилок (перекладин) к главной жилке по сравнению с *A. tertiarius*.

Современных видов рода *Aponogeton*, имеющих очень частые «перекладины», не так много: *A. desertorum* Leyh. ex Steud. (Южная и Юго-Западная Африка), азиатский вид *A. natans* (L.) Engl. et Krause (в Гербарии БИНа находится под старым наименованием — *A. monostachyon* Roxb.) и австралийский вид *A. queenslandicus* van Bruggen. Перечисленные виды отличаются от описываемого вида формой основания листа.

Наибольшее же сходство с описываемым видом обнаруживает один из двух экземпляров, хранящихся в Гербарии БИНа под наименованием *A. elongatus* F. Muell. ex Benth. (leg. J. Baagoe, Octob. 1894) из Австралии (см. таблицу на вклейке, *5*). Эти 2 экз. резко отличаются частотой «перекладин». Данный признак не учитывается систематиками (van Bruggen, 1969), поэтому переопределение гербарных экземпляров в процессе данного исследования было невозможным.

Хотя современные *Aponogeton* — многолетние пресноводные травы, произрастающие в тропиках, но примеры одичания разных видов *Aponogeton* в прудах внетропических областей и открытие позднеолигоценовых видов в ассоциации с теплоумеренными растениями свидетельствуют о его былом распространении во внетропических областях (Жилин, 1974а). По обрывкам многочисленных листьев *A. tertiarius* из Кумсуата Жилин предполагает, что пластинки листьев могли достигать 30 см дл.

Автор благодарит Н. Н. Цвелева и А. А. Андреева за помощь в работе с современными видами.

## ЛИТЕРАТУРА

*Жилин С. Г.* Первый третичный вид рода *Aponogeton* (*Aponogetonaceae*). — Бот. журн., 1974а, т. 59, № 8, с. 1203—1206. — *Жилин С. Г.* Третичные флоры Устюрта. Л.: Наука, 1974б. 122 с. — *Bruggen H. W. E. van.* Revision of the genus *Aponogeton* (*Aponogetonaceae*). III. The species of Australia. — Blumea, 1969, vol. 17, N 1, p. 121—127.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 II 1988.

---

УДК 005 : 582.579.2

Бот. журн., т. 73, № 11

### О. А. Амехин

# НОВЫЙ ТАКСОН РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*)

O. A. AMEKHIN. A NEW TAXON OF THE GENUS *IRIS* (*IRIDACEAE*)

Описан новый таксон рода *Iris*.

Наши исследования строения листа у видов *Iris* подрода *Limniris* (Амехин, 1984) и особенностей семенной кожуры (Амехин, 1985) дают основание для выделения *I. ensata* Thunb. в новую монотипную подсекцию *Xyphophyllae* в системе рода *Iris* L.

## Subsect. Xyphophyllae Amechin subsect. nov.

Rhizoma lignosum setosum. Folia ensiformia, sectione transuersali costata, cavitatibus aëreis nullis, nervo medio eminente. Spathae phylla scariosa. Capsula subgloboso-ellipsoidea. Semina rugosa, valde sed irregulariter compressa, eminentia aliformi praedita, marginata.

Typus: *I. ensata* Thunb. (syn. *I. kaempferi* Sieb. ex Lemaire). Subsectio monotypica.

Корневище деревянистое, покрытое щетинками. Листья мечевидные, в поперечном сечении ребристые, без воздушных камер, медиальная жилка выступающая. Листочки обвертки кожистые. Коробочка округло-эллиптическая. Семена морщинистые, сильно, но неравномерно сплющенные, с крыловидным выростом и оторочкой.

## ЛИТЕРАТУРА

*Амехин О. А.* Анатомические особенности листа группы ирисов секции *Limniris* Tausch. — В кн.: I Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л.: Наука, 1984, с. 5. — *Амехин О. А.* О систематическом положении *Iris ensata* Thunb. — В кн.: Тр. VII конф. молодых ученых Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Л.: Наука, 1985, с. 37—40.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 XII 1987.

УДК 582.542.1 (571.1/.5) Бот. журн., т. 73, № 11

О. Д. Никифорова

# К СИСТЕМАТИКЕ *ALOPECURUS GLAUCUS* S. L. (*POACEAE*) В СИБИРИ

## O. D. NIKIFOROVA. ON THE SYSTEMATICS OF *ALOPECURUS GLAUCUS* S. L. (*POACEAE*) IN SIBERIA

**Изучение таксономии видов родства *Alopecurus glaucus* привело к восстановлению леноколымского (Якутия) вида — *A. roshevitzianus*; кроме того, описан новый для науки вид *A. turczaninovii*, произрастающий в горах Южной Сибири.**

С таксономической точки зрения, *Alopecurus glaucus* Less. s. l. является сложным видом, с большой амплитудой вариабельности морфологических признаков. Из его родства было описано несколько видов: с Камчатки — *A. tenuis* Kom. (Комаров, 1914), из Якутии — *A. roshevitzianus* Ovcz. (Овчинников, 1932), с Дальнего Востока — *A. pseudobrachystachyus* Ovcz. (Овчинников, 1932). Но таксономическая самостоятельность большинства из них отрицается исследователями (Цвелев, 1976; Пробатова, 1985), признается как отдельный вид лишь *A. pseudobrachystachyus*.

Авторы «Флор» и монографических обработок понимают *A. glaucus* в широком объеме и считают его распространенным на Урале, в горных районах Сибири и Дальнего Востока (Овчинников, 1932; Цвелев, 1976; Пробатова, 1985). Критическая обработка сибирских видов рода *Alopecurus* L. позволила уточнить систематическое положение *A. glaucus* и близкородственных видов.

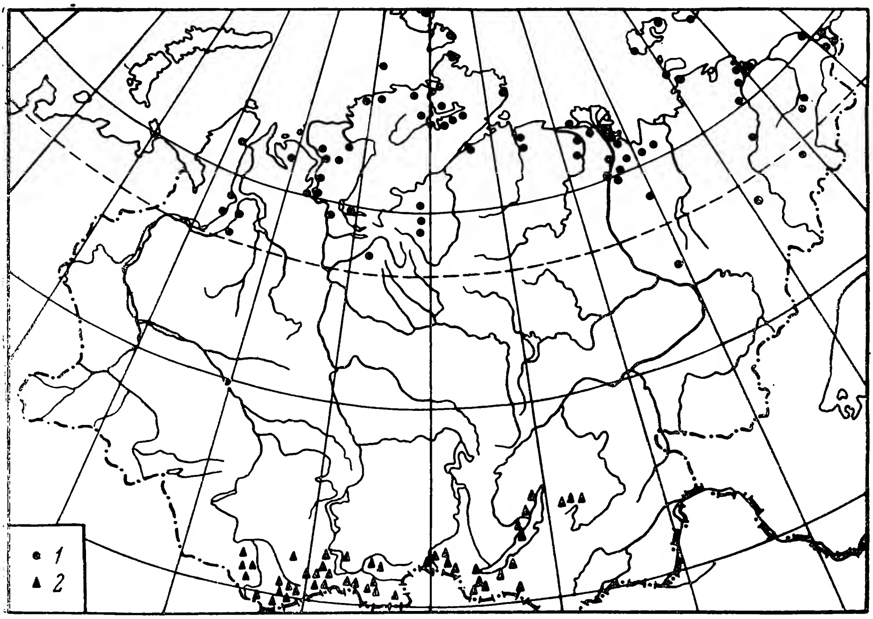
*A. glaucus* описан C. Lessing (1835) с Южного Урала (гора Таганай). A. H. R. Grisebach (1853) во «Flora Rossica» указывал этот вид для гор Тарбагатая и Алтая, но при этом отмечал, что для Алтая характерна разновидность β. *altaicus*, имеющая коленчато-согнутые ости с пометкой в скобках: «либо без них». Позднее П. Н. Крылов (1928) разновидность β. *altaicus*, выделенную Grisebach, подчинил *A. alpinus* Smith, считая ее родственной растениям, произрастающим в полярно-арктической области (*A. alpinus* s. str.). По его мнению, алтайские растения отличаются от северной расы (var. *borealis* (Trin.) Griseb.) коленчатой, крепкой, черно-фиолетовой, длинной остью, до двух раз превышающей прицветные чешуи.

ТАБЛИЦА 1

Морфологические признаки *Alopecurus glaucus* и *A. turczaninovii*

| Признак | *A. glaucus* | *A. turczaninovii* |
|---|---|---|
| Высота растений, см | 30—40 (50) | 15—20 |
| Число узлов | 3 (4) | 2 |
| Форма влагалища верхнего листа | Слабовздутое | Сильновздутое |
| Окраска соцветия | Соломенно-желтая | Черно- или сизо-фиолетовая |
| Форма соцветия | Продолговато-овальная | Цилиндрическая |
| Характеристика остей | Соломенно-желтые, слабые, прямые, короткие, едва превышающие длину колоска | Черно-фиолетовые, крепкие, длинные, в 1.5—2 раза превышающие длину колоска |

Морфологические особенности южносибирских растений отмечал Н. С. Турчанинов (Turczaninow, 1856). Он считал, что в Байкальской Сибири произрастает *A. alpinus*, представленный α.- и β.-разновидностями. В синонимы к первой разновидности, для которой характерно овальное или продолговато-оваль-



Распространение на территории Сибири *Alopecurus alpinus* (*1*) и *A. turczaninovii* (*2*).

ное соцветие, отнесен *A. brachystachyus* Bieb. Разновидность β. имеет цилиндрическое соцветие и произрастает в альпийском поясе Хамар-Дабана (Саяны).

Исследование гербарных материалов Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС, г. Новосибирск) и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, г. Ленинград) выявило следующее.

1. *A. alpinus* является арктическим видом с единичными местонахождениями южнее полярного круга (см. рисунок). От южносибирской расы отличается формой соцветия и наличием слабых остей, едва превышающих колосок.
2. Растения, произрастающие в горах Алтая и Саян, отличаются от *A. glaucus* существенными признаками (табл. 1) и напрасно отождествлялись с ним. Южносибирскую горную расу следует считать самостоятельным видом, который мы описываем под названием *A. turczaninovii*.
3. *A. glaucus* — эндемик Уральских гор.

Гербарные материалы с пометками Grisebach не могут быть использованы в качестве типовых, так как не совсем четко очерчены границы выделенной им разновидности, а комбинация Крылова основана на другом гербарном материале. В качестве типа принят образец Турчанинова, цитированный во «Flora baicalensi-dahurica» и хранящийся в БИНе.

**Alopecurus turczaninovii Nikiforova sp. nov.** — Planta haud alta laxe caespitosa glaucescenti-viridis, rhizomate repente brevi. Culmi ad 30 cm alti, solitarii, internodiis 2—3, foliis emortuis haud numerosis basi vestiti. Folia culmea plerumque 2—3 glabra, laminis vaginis valde inflatis duplo-triplo brevioribus, summum multo supra medium culmi dispositum. Inflorescentia glaucescenti-violacea, cylindrica 2—3 cm longa, 1—1.5 cm lata. Spiculae in ramulis scabris brevibus sitae, laxe sibi invicem incumbentes. Glumae 4—4.5 mm longae, acute truncatae, paleis sublongiores, secus nervos, carinam ac apice atroviolaceae, pilis sericeis rectis longis dense obsitae. Paleae glabrae obtusiusculae nervis lateralibus duobus subinconspicuis percursae. Arista firma haud contorta, spicula sesqui-duplo longior, a triente paleae inferiore abiens, basi tenuior.

## ТАБЛИЦА 2

Морфологические отличия *Alopecurus glaucus*, *A. roshevitzianus*, *A. pseudobrachystachyus*

| Признак | *A. glaucus* | *A. roshevitzianus* | *A. pseudobrachystachyus* |
|---|---|---|---|
| Стебель: | | | |
| высота, см | 30—40 (50) | 60—90 (100) | 50—90 (100) |
| окраска | Сизовато-зеленая | Зеленая | Желто-зеленая |
| форма | Упругие, прямостоячие | Тонкие, слабые | Б. м. слабые, прямостоячие |
| Листья: | | | |
| соотношение длины листьев к высоте стебля | Достигают $^1/_2$—$^3/_4$ длины стебля | Превышают соцветие | Достигают соцветия, иногда превышают его |
| окраска | Сизовато-зеленая | Зеленая | Желтовато-зеленая |
| форма и поверхность | Плоская, жестковатая, шероховатая | Плоская, нежная, голая, гладкая | Плоская, иногда вдоль сложенная, острошероховатая |
| форма влагалищ верхнего листа | Слабовздутая | Невздутая | Невздутая |
| Форма соцветия | Продолговато-эллиптическая | Плоская, удлиненно-цилиндрическая | Колосовидная, короткоцилиндрическая |
| Окраска | Соломенно-желтая с сизоватым оттенком | Зеленая | Серозеленая или сизовато-серая |
| Форма колосковых чешуй | Эллиптические, со сближенными, тупыми, но не соприкасающимися верхушками | Узкоэллиптические, с прямыми и острыми, соприкасающимися верхушками | Продолговато-яйцевидные, с острыми, темно-фиолетовыми, несоприкасающимися верхушками |
| Форма остей | Прямые, тонкие, короче или незначительно длиннее колоска | Прямые, б. м. тонкие на 1.5—3 мм превышающие колосок | Слабоизвилистые, на 1.5—3 мм превышающие колосок |

Typus: In arenosis ad Baicalem, 1829, prope Possolskoi. Turczaninov (LE).

Affinitas. Ab *A. alpino*, cui affinis est, inflorescentia majore 2—3 cm longa, 1—1.5 cm lata (nec 1—1.5 (2) cm longa, 0.5—1.0 cm lata) cylindrica (nec ovali-elliptica), spiculis majoribus 4—4.5 mm longis (nec 2.5—3.0 (3.5) mm longis) secus nervos carinamque recte et longe pilosis (nec secus carinam nervosque necnon inter eos pilis tenuibus flexuosis dense obsitis), arista firma haud contorta spicula sesqui-duplo longiore (nec tenui debili e spicula pro more haud exserta interdum nulla) necnon folio culmi summo multo supra eius medium (nec ad medium vel infra) disposito differt.

Невысокое рыхлодерновинное сизовато-зеленое растение с коротким ползучим корневищем. Стебли до 30 см выс., одиночные, с 2—3 междоузлиями. Основание стеблей одето малочисленными отмершими листьями. Стеблевые листья обычно в числе 2—3, голые; листовые пластинки в 2—3 раза короче сильновздутых листовых влагалищ. Верхний стеблевой лист расположен значительно выше середины стебля. Соцветие сизовато-фиолетовое, цилиндрическое, 2—3 см дл., 1—1.5 см шир. Колоски на коротких, шероховатых веточках, неплотно налегают друг на друга. Колосковые чешуи 4—4.5 мм дл., остросрезанные, незначительно длиннее цветковых, по жилкам, килю и на верхушке темно-фиолетовые, густо усажены длинными, прямыми, шелковистыми волосками. Цветковые чешуи голые, туповатые, с двумя малозаметными боковыми жилками. Ость крепкая, нескрученная, в 1.5—2 раза длиннее колоска, отходит от нижней трети цветковой чешуи, у основания более тонкая.

Тип: пески у Байкала, 1829, близ Посольского. Турчанинов (LE).

Родство. От *A. alpinus*, которому родствен, отличается более крупным (2—3 см дл., 1—1.5 см шир.) цилиндрическим, а не (1—1.5 (2) см дл., 0.5—1.0 см шир.) овально-эллиптическим соцветием, более крупными колосками (4—4.5 мм дл.), по жилкам и килю покрытыми длинными прямыми волосками; у *A. alpinus* колоски 2.5—3.0 (3.5) мм дл., по килю, жилкам и между ними густо усажены тонкими извилистыми волосками. У *A. turczaninovii* ость цветковой чешуи крепкая, нескрученная, в 1.5—2 раза длиннее колоска; у *A. alpinus* — тонкая, слабая, обычно едва превышающая колосок, иногда отсутствующая. Кроме этого, у *A. turczaninovii* верхний стеблевой лист расположен значительно выше середины стебля, у *A. alpinus* — близ середины или несколько ниже ее.

Наличие длинных коленчато-согнутых остей сближает *A. turczaninovii* и *A. brachystachyus*. Но у первого вида ости черно-фиолетовые, тонкие и не скрученные у основания, в 1.5—2 раза превышающие колосок; у второго — светло-коричневые, крепкие, скрученные у основания, в 2—3 раза превышающие колосок. Наличие удлиненно-цилиндрического соцветия с рыхлорасположенными светло-желтыми колосками, длинных прикорневых листьев, а также тонкого в поперечном сечении округлого цветоноса указывает на отдаленное родство *A. brachystachyus* и *A. glaucus*.

В то же время *A. brachystachyus* по ряду морфологических признаков (3—4 междоузлия, длинные плоские прикорневые и стеблевые листья, форма соцветия) тесно связан с северо-восточноазиатским видом *A. roshevitzianus*. Как указывалось, *A. roshevitzianus* многими авторами не признается за самостоятельный вид. Изучение гербарных коллекций, особенно сборов, произведенных в последние годы сотрудниками лаборатории систематики (ЦСБС) с Колымского р-на Якутии, сравнение с типовыми материалами, хранящимися в БИНе, убеждают в правомерности выделения Ю. Н. Овчинниковым леноколымской расы в особый вид. Он имеет стойкие морфологические признаки, отличающие его как от *A. glaucus*, так и от *A. pseudobrachystachyus*, в синонимы к которому был сведен (табл. 2).

Таким образом, сборный вид *A. glaucus* s. l. представлен тремя морфолого-географическими расами: *A. turczaninovii*, *A. roshevitzianus*, *A. pseudobrachystachyus*. Для выяснения статуса камчатского вида *A. tenuis* необходима таксономическая ревизия дальневосточных видов из родства *A. glaucus*.

## ЛИТЕРАТУРА

*Комаров В. Л.* Ex herbario Horti Botanici Petropolitani: novitates Asiae orientalis Decas secunda. — Fed. Repert., 1914, Bd 13, N 352—354, S. 84—87. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Вып. 2. Томск: Изд-во Томск. отд. Русск. бот. об-ва, 1928, с. 139—376. — *Овчинников П. Н.* Род *Alopecurus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1932, с. 135—159. — *Пробатова Н. С.* Род *Alopecurus* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985, с. 232—240. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Grisebach A. H. R. Alopecurus* L. — In: C. F. Ledebour. Flora Rossica. Vol. 4. Stuttgartiae, 1853, p. 460—465. — *Lessing C. F.* Beitrag zur Flora des südlichen Urale und der Steppen. Von Dr. Chr. Fr. Lessing. — Linnaea, 1835, Bd 9, S. 145—213. — *Turczaninov N. S.* Flora Baicalensi—Dahurica. M., 1856, vol. 2. 374 p.

Центральный сибирский ботанический сад,
Новосибирск.

Получено 15 XII 1987.

УДК 005 : 582.89 (575.2) Бот. журн., т. 73, № 11

## М. Г. Пименов, С. Мелибаев

# НОВЫЙ ВИД РОДА *FERULA* (*APIACEAE*) С АЛАЙСКОГО ХРЕБТА

M. G. PIMENOV, S. MELIBAYEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *FERULA* (*APIACEAE*) FROM THE ALAI MOUNTAIN RANGE

Описан новый вид рода *Ferula*.

Во время экспедиционных работ 1986—1987 гг. на северном склоне Алайского хребта (Ошская обл. Киргизии) мы собрали новый вид рода *Ferula*, относящийся к циклу *F. ovina* (Boiss.) Boiss., точнее, к ближайшему родству *F. tenuisecta* Korov. Последний вид встречается в основном в Западном Тянь-Шане (Маркова, Медведева, 1965; Мелибаев и др., 1980; Пименов, 1983; Сафина, Пименов, 1984) на хребтах Сырдарьинском Каратау, Угамском, Пскемском, Таласском, Чаткальском (северный склон), Санталашском, Кураминском; изредка также в Нуратинских горах, относящихся к Западному Памиро-Алаю. Крайнее юго-западное местонахождение найдено нами в 1986 г. на изолированных останцовых горках Центрального Кызыл-Кума (массив Тамдытау, горы Актау). На Туркестанском, Алайском и южнее расположенных хребтах Памиро-Алая *F. tenuisecta* неизвестна. Из восточной горной Ферганы описаны некоторые другие виды из цикла *F. ovina*, а именно *F. ferganensis* Lipsky ex Korov. и *F. rubroarenosa* Korov., для этого же района приводится *F. lapidosa* Korov., классическое местонахождение которой находится севернее — в Боамском ущелье (хр. Киргизский Алатау). Кроме того, для всего района указывается и собственно *F. ovina*. Точные границы распространения, а также и диагностические особенности этих таксонов все еще недостаточно ясны. Новый вид принадлежит к этому же сложному циклу, но отличается от ближайших видов более четко, чем некоторые из перечисленных выше между собой. По всей видимости, он эндемичен для северного склона Алайского хр.

**F. alaica M. Pimen. et Melibaev sp. nov. (sect. Xeronarthex Korov. ser. Ovinae M. Pimen.)** — Planta perennis, polycarpica, caudice ramoso, radice verticali, incrassata. Collum residuis fibrosis petiolorum foliorum emortuorum vestitum. Caules pro norma pauci, solidi, 100—120 cm alt., basi 7—10 mm in diam., sectione rotundi, in parte media et superiore ramosi, ramis superne subverticillatis. Folia, petioli praesertim, pilis brevibus mollibus tecta, marcescentia; radicalia laminis ad 20—25 cm lg., ambitu triangulatis, quinato-vel ternato-dissectis, lobis terminalibus ad 1.8—2 mm lg., 0.3 mm lt, anguste linearibus, acutis, margine vix revolutis; caulina reducta, inferiora vaginis arctis, ad 4 cm dilatatis, superiora vaginis inflatis, ad 6 cm lt., patentibus, laminis ternatisectis, in vagina dilatata insidentibus. Umbellae exinvolucratae, centrales et laterales; priores fertiles, radiis 5—8 subaequilongis, ad 2—2.5 cm lg., teretibus, posteriores steriles, minores. Umbellulae 1.5—3 cm in diam., radiis 4—8 vix inaequilongis, ad 1 cm lg., teretibus, involucelli phyllis nullis. Dentes calycini brevissimi. Petala flava, ovalia, ad 0.8 mm lg., exunguiculata, apice incurva, vittis latis solitariis instructa. Fructus dorso valde compressi, carpophoris ad basin bifidis, mericarpiis ambitu late ovalibus vel obovatis, 8—10 mm lg., 5—6 mm lt., stylopodiis breviter conicis, stylodiis ad 1.8—2 mm lg., dorso reflexis, jugis dorsalibus filiformibus, marginalibus anguste alatis. Exocarpium unistratosum, a cellulis minutis compositum; commissura lata. Mesocarpium bistratosum: stratum externum parenchymaticum, internum vera (hypendocarpium) e cellulis tangentaliter elongatis, membranis lignescentibus, fissuratim porosis compositum. Vittae valleculares 1—3, inter se anastomosantes, commissurales 5—6,

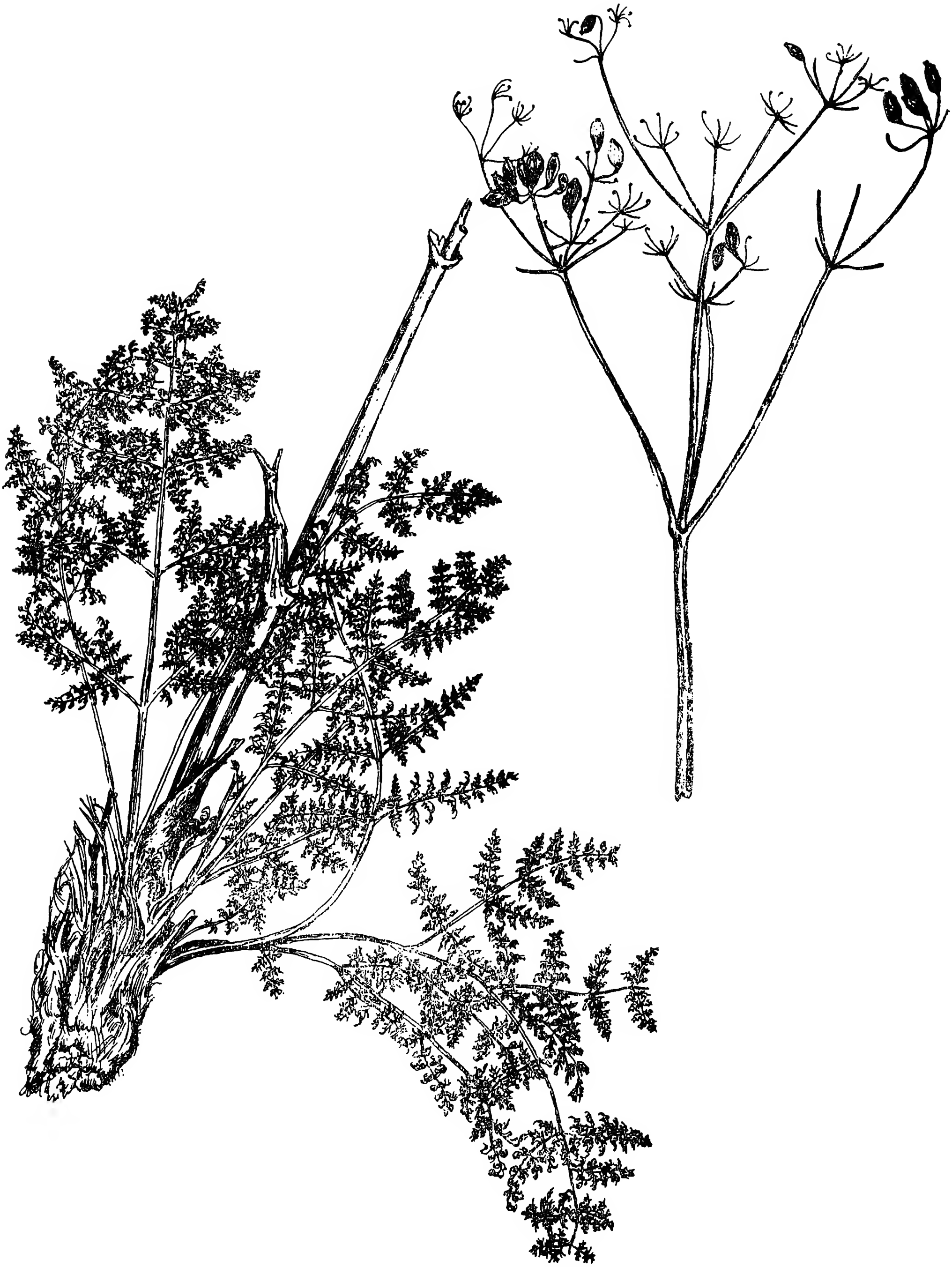


Рис. 1. Типовой экземпляр *Ferula alaica.*

omnia dorso compressae, in jugis marginalibus minores. Fasciculi conductorii in jugis marginalibus pauci, in dorsalibus solitarii. Endospermium ventre planum. (Fig. 1, 2).

Typus: Kirghizia, jugum Alaicum, declivum septentrionale, montes Arpalyk, ad Juniperetorum collucatorum margines.

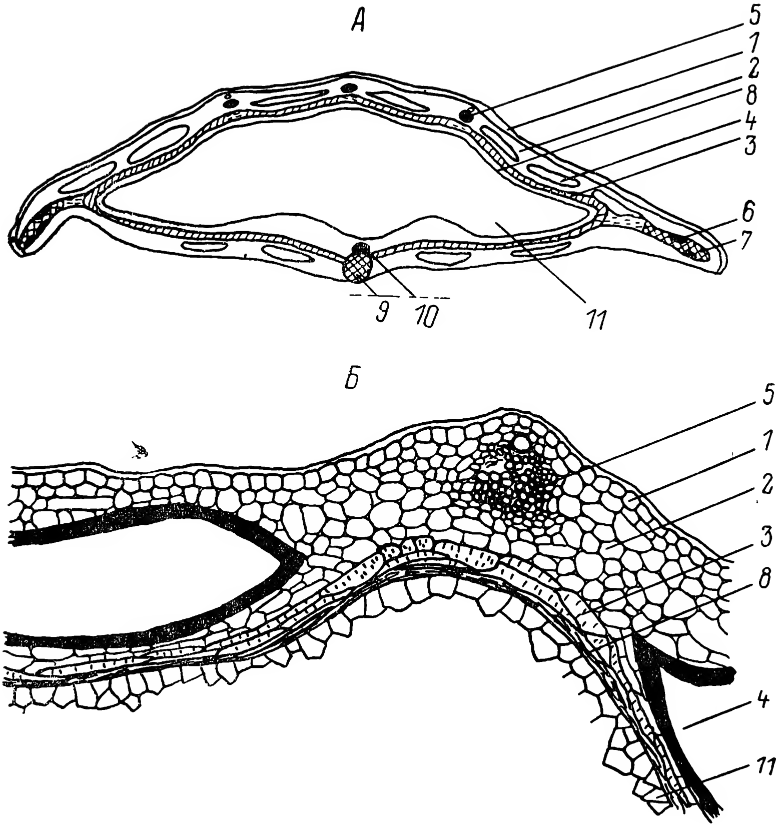


Рис. 2. Поперечный срез мерикарпия *Ferula alaica*.

*А* — схема, *Б* — спинное ребро и ложбиночные канальцы; *1* — экзокарпий, *2* — паренхима мезокарпия, *3* — гипендокарпий, *4* — ложбиночные секреторные канальцы, *5* — проводящий пучок спинного ребра, *6* — проводящий пучок краевого ребра, *7* — склеренхима краевого ребра, *8* — эндокарпий и семенная оболочка, *9* — склеренхима комиссуры, *10* — проводящий пучок фуникулуса, *11* — эндосперм.

12 VII 1987, N 265 fr., M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, M. G. Vassilieva, I. Mukumov (LE, iso-LE, MW).

Paratypi: ibid., 1 V 1986, N 251, M. G. Pimenov, S. Melibaev, M. G. Vassilieva (LE, MW).

Affinitas. Species nostra *Ferulae tenuisectae* Korov. affinis, sed laminis foliorum magis dissectis, marcescentibus (non rigidis), lobis terminalibus anguste linearibus, integris (non margine et apice dentatis), pilis brevibus mollibus (non scabridis) tectis, caulibus ramisque tenuibus, vaginis foliorum minoribus, fructibus sesqui-duplo minoribus, jugis marginalibus anguste alatis differt; a *F. pallidae* Korov. laminis foliorum lobis angustioribus brevibusque, viridibus (non pallidis), fructibus jugis marginalibus anguste alatis (non late alatis) bene discrepat.

В классическом местонахождении — у гребня известняковых гор Арпалык, западнее ущ. Дунгурак-Данге (южнее пос. Марказ, междуречье Шахимардана и Исфайрам-сая) — растет на сравнительно пологих мелкоземистощебнистых склонах на опушках разреженного арчевника (*J. turkestanica* Kom.) вместе с *Acantholimon alatavicum* Bunge, *Stipa caucasica* Schmalh., *Lepidolopsis turkestanica* (Regel et Schmalh.) Poljak., *Silene brahuica* Boiss., *Cerasus tianschanica* Pojark., *Bupleurum exaltatum* Bieb., *Inula grandis* Schrenk, *Salvia drobovii* Botsch., *Ephedra intermedia* Schrenk et C. A. Mey., *Vinca erecta* Regel et Schmalh., *Hypericum scabrum* L., *Leontice eversmanii* Bunge, *Senecio olgae* Regel et Schmalh., *Korolkovia sewerzowii* (Regel) Regel, *Uechtritzia kokanica* (Regel et Schmalh.) Pobed., *Gagea chomutovae* (Pasch.) Pasch., *Spiraea hypericifolia* L., *Bunium persicum* (Boiss.) B. Fedtsch., *Ranunculus severtzovii* Regel и другими видами.

## ЛИТЕРАТУРА

*Маркова Л. П., Медведева Л. И.* Материалы о распространении, внутривидовой изменчивости и хозяйственной ценности некоторых видов ферул из подрода *Peucedanoides* (Boiss.) Korov. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 5, 1965, вып. 13, с. 42—99. — *Мелибаев С., Рахманкулов У., Саидходжаев А. И.* Внутривидовая химическая изменчивость *Ferula tenuisecta* Korov. — Раст. ресурсы, 1980, т. 16, вып. 3, с. 431—435. — *Пименов М. Г. Ferula.* — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Т. 7. М.: Наука, 1983, с. 276—313. — *Сафина Л. К., Пименов М. Г.* Ферулы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1984. 159 с.

Московский государственный университет,
Кокандский педагогический институт.

Получено 12 II 1988.

---

УДК 005 : 582.948.2 (575.4)

Бот. журн., т. 73, № 11.

### Л. М. Раенко

# НОВЫЙ ВИД РОДА *HELIOTROPIUM* (*BORAGINACEAE*) ИЗ ТУРКМЕНИИ

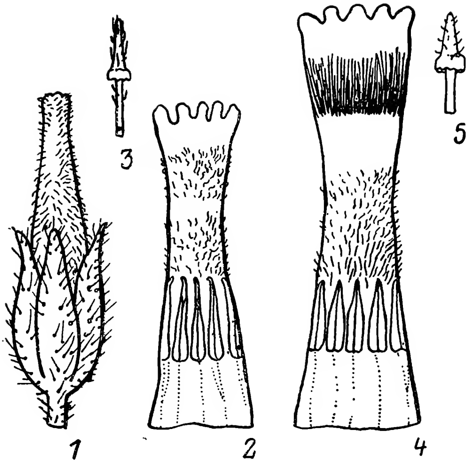
## L. M. RAYENKO. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HELIOTROPIUM* (*BORAGINACEAE*) FROM TURKMENIA

Дается описание нового вида рода *Heliotropium* из Туркмении.

Осенью 1987 г. туркменскими ботаниками в районе Ахча-Кая (Заунгузские Каракумы) было собрано растение с желтыми цветками, относящееся к роду *Heliotropium* L. Идентичное растение обнаружено нами среди материалов с северного побережья Кара-Богаз-Гола, хранящееся в гербарии МГУ и определенное как *Heliotropium acutiflorum* Kar. et Kir. То, что это растение не относится к названному виду, не вызывает сомнения, так как у найденных образцов изнутри опушенная длинная трубка венчика, а эремы значительно более мелкие и голые. Наиболее близки эти экземпляры к *H. biannulatiforme* M. Pop., но и от него хорошо отличаются рядом признаков и довольно обособленным ареалом, что дает нам основание описать данное растение в качестве самостоятельного вида.

**Heliotropium magistri Raenko sp. nov.** — Planta annua, caules 15—30 cm alti, a basi ramosi, pilis semiappressis brevibus et setis patentibus longioribus tecti. Folia manifeste petiolata, lamina ad 20 mm longa, subtus pilis patentibus densius obtecta. Cincinni apice ramorum numerosi singuli vel bini, uniseriales, 2—6 (8) cm longi. Calyx 3.5 mm longus, ad basin partitus, fructibus elapsis persistens; laciniis linearibus acutis; corolla 4—6 mm longa, flava, subtubulosa, extus minute pubescens, intus anulis pilorum intricatorum duobus, altero supra antheras, altero vero in fauce directe sitis, spatio interanulari glabro nunc sat lato nunc subindistincto, limbi lobis ad 0.5 mm longis, rectis, dentibus intermediis nullis, in alabastro intra corollam inflexis. Antherae intra medium tubi affixae, ad 1.5 mm longae, apicibus acutis inflexis. Stigma conicum ad 1 mm longum pilosum. Eremi 1.2—1.5 mm longi ovoidei glabri leves.

Typus: Turcomania, deserta Karakum, Transunguzensia, depressio Achcza-Kaia, declilia arenosa condensata. 22 IX 1987. E. Seifulin, S. Agaeva. (LE, iso-ASH).



*Heliotropium magistri* (*1—3*) и *H. biannulatiforme* (*4*, *5*).

*1* — венчик с чашечкой, *2*, *4* — венчик в развернутом виде, *3*, *5* — столбик с рыльцем.

---

Affinitas. Species *H. biannulatiforme* M. Pop. affinis, unacum hoc ad sectionem Bucanion Sczegl., pertinens, a quo corolla minore 4—6 mm longa (nec 9—10 mm longa) necnon anulo superiore intra corollam ut inferior e pilis intricatis (nec erectis ut in *H. biannulatiforme*) formato differt.

Однолетник, стебли 15—30 см выс., от основания ветвистые, опушенные короткими полуприжатыми волосками и более длинными оттопыренными щетинками. Листья на хорошо выраженных черешках, пластинки листа до 20 мм дл., на нижней стороне более густо опушенные оттопыренными волосками. Многочисленные завитки на концах ветвей одиночные или парные, однорядные, 2—6 (8) см дл. Чашечка 3.5 мм дл., до основания разделенная, после опадения плодов остающаяся; доли линейные, острые; венчик 4—6 мм дл., желтый, почти трубчатый, снаружи мелкопушистый, изнутри с двумя кольцами из спутанных волосков, одно из них над пыльниками, другое непосредственно в зеве, голый промежуток между кольцами то довольно широкий, то почти незаметный; лопасти отгиба не больше 0.5 мм дл., прямые, без промежуточных зубцов, в бутоне загнутые внутрь венчика. Пыльники прикреплены ниже середины трубки, до 1.5 мм дл., с загнутым острым окончанием. Рыльце коническое, до 1 мм дл., опушенное. Эремы 1.2—1.5 мм дл., яйцевидные, голые, гладкие.

Тип: Туркмения, Заунгузские Каракумы, впадина Ахча-Кая, уплотненные песчаные склоны. 22 IX 1987. Э. Сейфулин, С. Агаева.

Родство. Близок к *H. biannulatiforme* M. Pop., относящемуся, как и вновь описанный вид, к секции *Bucanion* Sczegl., от которой отличается меньшим размером венчика, 4—6 мм дл. (а не 9—10 мм дл.), и характером опушения верхнего кольца внутри венчика, состоящего, точно так же как и нижнее, из спутанных волосков, а не из строго вверх направленных волосков (частокол), как у *H. biannulatiforme* M. Pop. (см. рисунок).

Исследованные образцы. Туркмения, северное побережье залива Кара-Богаз-Гол, впадина Чагала-Сор, на вершине холма. 14 IX 1956. Д. Д. Вышивкин.

Гелиотроп двукольцевидный распространен в предгорьях западных отрогов Гиссарского хр. (описан из окр. пос. Шерабада). На западе на территорию Туркмении заходит только в районе Кугитанга.

Из иранской провинции известны еще 2 вида — *H. khyberianum* Rech. f. et H. Riedl и *H. biannulatum* Bunge, — близких к нашему. Это эндемики Восточного Афганистана, распространены на очень небольшой территории. В отличие от *H. magistri* афганские растения густо опушены спутанными волосками, так что кажутся серыми; цветки собраны в длинные завитки; венчик крупнее, 6—8 мм дл.; тычинки тупые без загнутых остроконечий; рыльце голое, короткопирамидальное.

От кавказских представителей рода *Heliotropium* L. из секции *Bucanion* (Stev.) Stschegl. (*H. szovitsii* (Stev.) Bunge и сравнительно недавно описанного Т. Н. Поповой *H. tzvelevii*) исследуемый вид отличается меньшими размерами трубчатого венчика (4—6 мм дл.) почти без отгиба, изнутри опушенного;

цветки собраны в густые, короткие завитки, при плодах, не удлиняющихся опушением всего растения (у изучаемого вида оно не прижатое).

Таким образом, все вышесказанное подтверждает самостоятельность *H. magistri* Raenko как вида, так как ближайшие представители гелиотропа отличаются от него рядом указанных признаков и распространены на довольно значительном расстоянии от местонахождения этого вида.

### ЛИТЕРАТУРА

*Попов М. Г.* Сем. Бурачниковые — *Boraginaceae* Juss. — В кн.: Флора СССР. Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 97—691. — *Попов М. Г., Федченко Б. А.* Сем. *Boraginaceae* Juss. — Бурачниковые. — В кн.: Флора Туркмении. Т. 6. Ашхабад: Изд-во ТФАН, 1954, с. 70—132. — *Riedl H. Boraginaceae* Juss. — In: Rechinger K. H. Flora Iranica. Graz: Akad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1967, S. 281.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 IV 1988.

---

УДК 582.998.2 Бот. журн., т. 73, № 11

**А. Л. Тахтаджян, К. Г. Таманян**

# *COUSINIA GABRIELJANIAE (ASTERACEAE)* — НОВЫЙ ВИД ИЗ АРМЕНИИ

A. L. TAKHTAJAN, K. G. TAMANJAN. *COUSINIA GABRIELJANIAE (ASTERACEAE)* — A NEW SPECIES FROM ARMENIA

Из окрестностей г. Кафан Зангезурского флористического района Армении описан новый для науки вид рода *Cousinia* — *C. gabrieljaniae*, относящийся к секции *Cynaroideae* и отличающийся от близких к нему видов совокупностью диагностических признаков.

Во время экспедиции по Южной Армении, предпринятой с целью сбора растений и наблюдения в природе вариабельности макроморфологических признаков достаточно трудного в систематическом отношении рода *Cousinia*, Э. Ц. Габриэлян обнаружила новую популяцию одного из видов этого рода, габитуально резко отличающуюся от остальных близких видов рода.

Детальный морфологический анализ, проведенный впоследствии, а также исследование всего доступного гербарного материала (LE, ERE, ERCB, TBI, TGM) и литературы (Тахтаджян, 1938; Чернева, 1962; Rechinger, 1972, 1979; Huber-Morath, 1975) позволили заключить, что мы имеем дело с новым для науки видом рода *Cousinia*, названным нами в честь неутомимого исследователя флоры Армении Э. Ц. Габриэлян, обратившую наше внимание на популяцию этого вида.

**Cousinia gabrieljaniae Takht. et Tamanjan, sp. nov. (sect. Cynaroideae Bunge).** — Planta perennis monocarpica. Radix fusiformis robusta lignosa unicapitata. Caules 30—50 cm alti, rigidi, stricti, fere a basi vel vix supra ramosissimi, per totam longitudinem ob folia decurrentia alati. Folia supra pallide viridia, tenuissime arachnoidea, subtus dense griseo-tomentosa, integra; radicalia petiolata, rosulantia, ad tempus florendi emarcida; caulina sessilia decurrentia lanceolata, margine spinescenti-dentata, nervo centrali rigido subtus valde prominente in spinam acutato, inferiora 6—7 cm longa, 2—2.5 cm lata, superiora diminuta, 3—4 cm longa, 1—1.5 cm lata. Capitula (appendicibus exceptis) 2—3 (4) cm lata, multiflora, pyriformia, basi truncata, ramos terminantia, solitaria, in ramis lateralibus minora. Involucri phylla numerosa, apice in appendicem hastatam, nervo

centrali prominente in acumen durum atro-brunneum abieunte percursam, horizontaliter patentem dilatata, exteriora et media appendice pilis tenuibus longis perplexis tecta, interiora vero appendice deminuta atro-rubro-brunnea, dorso papillis minutissimis rubeolo-brunneis dense vestita praedita. Receptaculum planum, setis levibus obsitum. Corolla 3 cm longa, rosea vel albida; supraconnectivum rubeum; tubus pollinicus pallide roseus vel albus. Achenia 3—4 mm longa, subcylindrica, ad basin angustata, subcomplanata, incurvata, costulis tribus distinctis et duabus vix conspicuis praedita, minute tuberculata, quoad maturitatem atro-brunnescenti-nigra vel brunnea (fig. 1, 2). 2n=24.

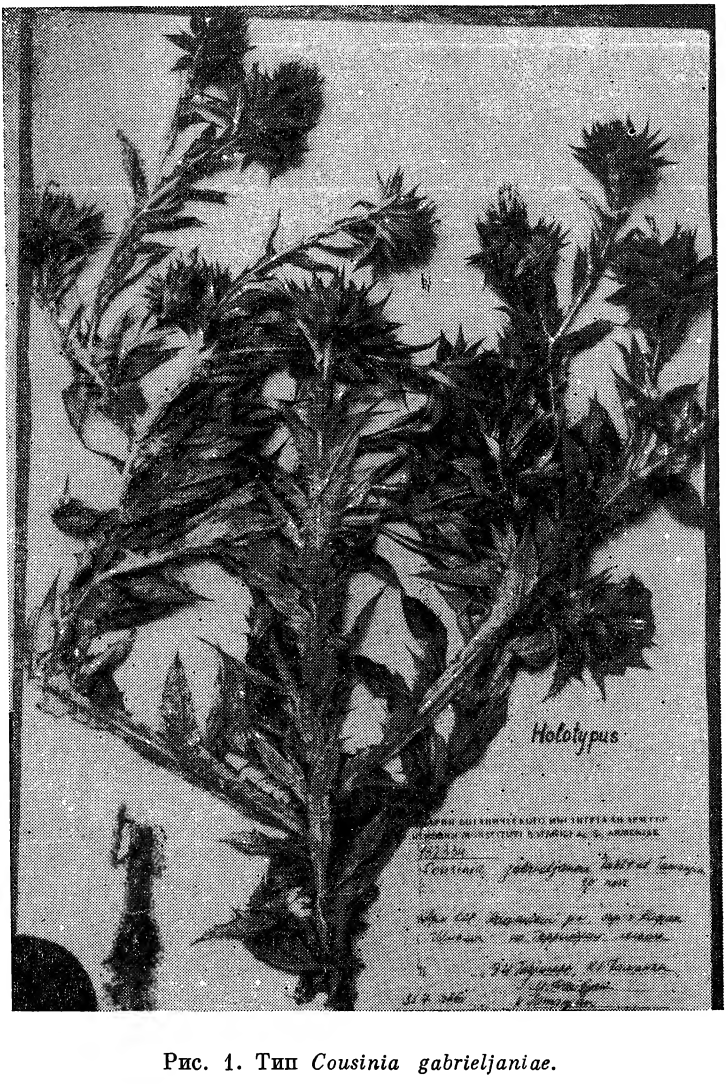


Рис. 1. Тип *Cousinia gabrieljaniae*.

**Holotypus**: RSS Armenia, distr. Kafan, in viciniis opp. Kafan, xerothamnia (schibliak) in praedio silvatico 31 VII 1986. El. Ts. Gabrieljan, K. G. Tamanjan, G. M. Fajvusch (ERE; isotypi ERE, LE).

**Paratypi**: RSS Armenia, distr. Kafan, in viciniis opp. Kafan, ad ripam sinistram fl. Vochcza, 9 VII 1969, T. Popova, W. Chandzhjan, ERE 125 924; Trans-

caucasia, Azerbajdzhan, distr. Dzhebrail, steppa Geam, Artemisietum 17 VI 1932, J. Karjagin (BAK).

Affinitas. Species habitu inter *Cynaroideas* valde singularis, ramificatione *C. purpuream* maxime assimilat, capitulorum dimensionibus *C. cynaroidi* affinis est, quae tamen appendicibus involucri phyllorum margine spinescentibus et corolla flava bene distinquitur; a *C. macrocephala* capitulis pyriformibus basi truncatis 2—3 cm lt. (nec globosis 2.5×2.5 cm), corollae coloratione, foliorum forma et pubescentia necnon aliis notis levioribus differt.

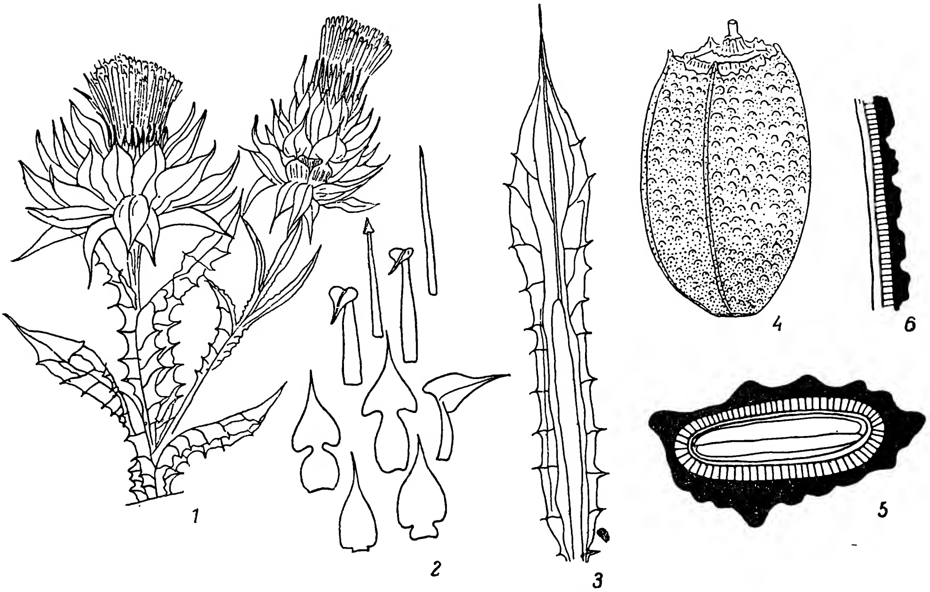


Рис. 2. *Cousinia gabrieljaniae*:

1 — центральная и боковая корзинки, 2 — листики обертки, 3 — лист, 4 — семянка, 5 — схематическое изображение поперечного среза семянки, 6 — схематическое изображение продольного среза семянки.

Многолетнее монокарпическое растение. Корень веретеновидный, мощный, деревянистый, одноглавый. Стебли 30—50 см выс., жесткие, вверх торчащие, почти от основания или чуть выше сильно ветвящиеся, по всей длине крылатые от низбегающих листьев. Листья сверху светло-зеленые, очень тонкопаутинистые, снизу густосеровойлочные, цельные; прикорневые черешковые, собраны в розетку, ко времени цветения увядающие; стеблевые сидячие, низбегающие, ланцетные, по краю колючезубчатые, с жесткой сильно выступающей с нижней стороны центральной жилкой, заостренной в колючку, нижние 6—7 см дл. и 2—2.5 см шир., верхние уменьшенные, 3—4 см дл. и 1—1.5 см шир. Корзинки 2—3 (4) см шир. (без придатков), многоцветковые, грушевидные, с усеченным основанием, одиночные на верхушках ветвей, корзинки, располагающиеся на боковых ветвях, меньших размеров. Листочки обертки многочисленные, наверху расширены в копьевидный, с выделяющейся центральной жилкой, заостренной в твердое, темно-коричнево окрашенное остроконечие, горизонтально отогнутый придаток, у наружных и средних листочков обертки опушенный переплетающимися длинными тонкими волосками, у внутренних листочков обертки уменьшенный, темно-красновато-коричневый, по спинке густо покрытый очень мелкими красновато-коричневыми сосочками. Цветоложе плоское, щетинки цветоложа гладкие. Венчик 3 см дл., розовый или беловатый, надсвязник малиновый, пыльниковая трубка бледно-розовая или белая. Семянки 3—4 мм дл., почти цилиндрические, суженные к основанию, слегка сплюснутые и изогнутые, с тремя четкими и двумя намечающимися ребрами, мелкобугорчатые, в зависимости от стенки зрелости темно-коричневато-черные или коричневые (рис. 1, 2). 2n=24.

Голотип: Армянская ССР, Кафанский р-н, окр. г. Кафан, шибляк на территории лесхоза, 31 VII 1986, Э. Ц. Габриэлян, К. Г. Таманян, Г. М. Файвуш (ERE; изотипы — ERE, LE).

Паратипы: АрмССР, Кафанский р-н, окр. г. Кафан, левый берег р. Вохчи, 9 VII 1969, Т. Попова, Н. Ханджян, ERE 125924; Transcaucasia, Azerbaijan, distr. Dzherbail, steppa Gean, Artemisietum, 17 VI 1932, И. Карягин (BAK).

Родство. Вид габитуально резко отличается от остальных представителей секции *Cynaroideae*, характером ветвления больше всего схож с *C. purpurea*, размером корзинок сближается с *C. cynaroides*, которая четко отличается от нашего вида наличием боковых колючезаостренных зубцов на придатках листочков обертки и желтой окраской венчика; от *C. macrocephala* отличается как величиной и формой корзинок (у *C. macrocephala* корзинка шарообразная, 2.5×2.5 см), так и окраской венчика, формой и опушением листьев и рядом других более мелких признаков.

## ЛИТЕРАТУРА

*Тахтаджян А. Л.* Род *Cousinia* и его кавказские представители. — Тр. АрмФАН СССР, 1938, вып. 2, с. 172—195. — *Чернева О. В.* Род *Cousinia* Cass. — В кн.: Флора СССР. Т. 27. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 108—357. — *Huber-Morath A. Cousinia* Cass. — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 5. Edinb. Univ. Press, 1975, p. 329—353. — *Rechinger K. H. Cousinia* Cass. — In: Flora Iranica, N 90, 139a. Graz, Akad. Druck. — u. Verlaganstalt, 1972, 1979.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 V 1988.

---

УДК 582.734 (57) (—18)
Бот. журн., т. 73, № 11

### Б. А. Юрцев

# ДВА НОВЫХ ГИБРИДОГЕННЫХ ТАКСОНА ИЗ РОДА *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

## B. A. YURTSEV. TWO NEW HYBRIDOGENOUS TAXA OF THE GENUS *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) FROM THE NORTHEASTERN ASIA

Приводятся описания двух новых гибридогенных таксонов из рода *Potentilla*: *P. uschakovii* Jurtz. с о. Врангеля (гибридогенный вид: *P. subvahliana* Jurtz. (секц. *Niveae*)×*P. pulchella* R. Br. (секц. *Multifidae*)) и *P.*×*safronoviae* Jurtz. et Soják (в разных районах высокой Арктики представлен политопно возникшими, по-видимому, стерильными гибридами *P. hyparctica* Malte (секц. *Aureae*)×*P. pulchella* (секц. *Multifidae*); описывается с мыса Святой Нос в арктической Якутии, известен также с о. Врангеля, из арктической Америки и со Шпицбергена).

Продолжение флористических исследований сотрудников Лаборатории растительности Крайнего Севера на северо-востоке Азии (в частности, на о. Врангеля), а также обработка прежних коллекций из различных районов Арктики привели к выявлению двух новых гибридогенных таксонов из рода *Potentilla* L., описываемых ниже под самостоятельными бинарными названиями. Первый, по-видимому, эндемичен для о. Врангеля и до 1986 г. никем не собирался, второй собран в двух соседних пунктах южного побережья того же острова (вместе с родительскими формами), где представлен одиночными образцами, но ранее, в 1976 г., был собран И. Н. Сафроновой в районе выступа арктического побережья Восточной Якутии (мыс Святой Нос), а также собирался рядом коллекторов в арктической Америке и на Шпицбергене (личное сообщение I. Soják). Второй таксон был выявлен независимо чехословацким ботаником, монографом рода Soják и автором, поэтому описывается нами в соавторстве.

1. **Potentilla uschakovii Jurtz., sp. nov.** (Sect. *Niveae* (Rydb.) Juz.). — Planta herbacea, perennis, pulvinata. Caudex multiceps, caudiculis congestis, residuis atrofuscis partium basalium petiolorum peduncularumque, sub apicem, praeterea, foliis annotinis emortuis totis dense tectis. Folia radicalia omnia ternata; petioli virides, 0.5—1.2 (1.5) cm lg., subadpresse vel subpatentim albovillosi (pilis brevibus flexuosis haud raro immixtis); foliola sessilia, plus minusve firma, medium 0.5—1.1 (1.6) cm lg., ad 1/3—3/4 pinnatisectum, laciniis 2 ab utraque latere, oblongo-lanceolatis, acutiusculis, margine vix revolutis, supra adpresse longe villosa, subtus tomentosa et, praeterea, secus nervos medianos longe adpresse villosa (tomento saepe inconspicuo); stipulae ad 5 mm lg., triangulari-lanceolatae, rufo-brunneae, subcarinata, extus laxe adpresse villosae. Folia caulina 1—2, parva, segmentis 1—3 lineari-lanceolatis, stipulis triangulari-ovatis, extus dense tomentulosis, supra, sicut folii segmenta, adpresse villosis. Caules (sine pedicello terminali) 1—6 cm alti, quam pedicellus terminalis vulgo multo longiores, e basi arcuato suberecti, 1—2 (3)-flori, rubri, sicut pedicelli, laxe tomentulosi et, praeterea, laxe villosi, tenui, firmi. Calyx 6—7 mm in diam. Hypanthium patellare, densissime patentim villosum; sepala ovato-lanceolata, sicut episepala anguste lanceolata, acutiuscula, extus dense adpresse villosa. Petala flava, obovata, ca. 5 mm lg. Stylus basi valde incrassatus, 0.8—0.9 mm lg.; in dimidio inferiore copiose papillosus vel fere verruculosus. Nuculae submaturae ca. 1.5 mm lg.

Typus: Insula Wrangelii, ad fontes fl. Somnitelnaja («Dubia»), 11 km ab ostio, in loco sicco marginali terrassae glareoso-argillosae carbonaticae, in associatione sparse herbosa calci-halophytica (cum Potentilla subvahliana et P. pulchella), copiose, 27 VII 1986, defl., B. A. Jurtzev (=Yurtsev) (LE, cum isotypis 4).

E loco classico tantum cognita.

Affinitas. Planta, ut videtur, hybridogena, inter *P. subvahlianam* Jurtz. e sect. *Niveae* et *P. pulchellam* R. Br. e sect. *Multifidae* (Rydb.) Juz. intermedia. A *P. pulchella* foliis omniis ternatis (nec multifidis), petalis latioribus et ceteris bene differt. A *P. subvahliana* floribus minoribus, pedicellis quam caulis 1—3-florus (nec 1-florus) multo brevioribus (nec vulgo multo longioribus), stylis basi valde incrassatis, copiose papillosis et ceteris facile distinguitur.

Тип: о. Врангеля, истоки р. Сомнительной (в 11 км от устья), сухой левобережный выступ карбонатной щебнисто-суглинистой шлейфотеррасы, редкотравная растительность «сухих такыров», локально обильно, 27 VII 1986, отцв., Б. А. Юрцев (LE, с 4 изотипами).

Это характерное растение обнаружено на сухом и выпуклом краевом участке левобережной шлейфотеррасы р. Сомнительной — в расширении горной долины у истоков реки — в осевой части гор Сомнительных, сложенной нижнепалеозойскими карбонатными породами. Шлейфотерраса образована рыхлой толщей щебневато-хрящевато-суглинистого пролювия — продуктами разрушения окружающих котловину водораздельных гребней, где доминируют выходы карбонатных сланцев, карбонатных песчаников и доломитов. Поверхность разбита глубокими трещинами на полигоны диаметром 50—80 см, верхние слои сцементированы в толстую пористо-ноздреватую корку. Фоновыми на плосковыпуклых участках террасы являются разные варианты щебнисто-полигональной разнотравно-дриадовой (*Dryas integrifolia*, *D. chamissonis*)[1] и разнотравно-ивковой (*Salix rotundifolia*) кальцефитной тундры; участок, где найден описываемый таксон, несет злаково-разнотравную криоксерогалофитную разреженную растительность (см. ниже описание № 70 Юрцева 27 VII 1986) с участием нескольких видов, не обнаруженных вне данного участка. Ниже, в верхней части склона террасы (юго-западной экспозиции), блоки полигонов местами начинают оползать, проективное покрытие растительности уменьшается с 20 до 5 и далее менее 1 %, выцветы солей на поверхности полигонов выражены более отчетливо, в составе растений преобладают факультативные высокоарктические галофиты *Potentilla pulchella* и *Puccinellia angustata*. На самом участке, где найдена *Potentilla uschakovii*, *P. pulchella* менее обильна (в полигональной, дриадовой и ивковой тундре отсутствует!), но более равномерно распределены по участку *P. uschakovii* и *P. subvahliana*, из которых первая не встречается в доминирующей на террасе дриадовой и ивковой тундре, вторая — обычна на ней; таким образом, гибридогенный таксон строго приурочен к зоне налегания экологических амплитуд предполагаемых родительских видов.

По сочетанию признаков *P. uschakovii*, как и *P. subvahliana*, принадлежит секции *Niveae*: листочки у него исключительно тройчатые, снизу с густым беловато-войлочным опушением, несколько «замаскированным» длинными, почти прямыми тонкими волосками, отходящими от выпуклых жилок. Сходна с *P. subvahliana* и форма роста — подушковидная, с сильно разветвленным, многоглавым каудексом, веточки которого одеты толстым темно-бурым чехлом из сохранившихся оснований черешков и цветоносов. Однако, в отличие от *P. subvahliana* у *P. uschakovii* пластинки листьев после отмирания сохраняются недолго (по-видимому, около года), сами пластинки более толстые, с краями, несколько загнутыми книзу, сверху прижатоволосистые (несколько лоснящиеся). Основные же отличия от *P. subvahliana* (они же — признаки сходства с *P. pulchella*) заключаются в характере цветоносных стеблей — более тонких и высоких, несущих обычно 2—3 довольно мелких цветка на цветоножках намного короче (иногда в 4—5 раз) общего стебля, в менее широких лепестках и, главное, в характере столбика — сильно утолщенного к основанию («сбежистого») и несущего в нижней половине обильные и крупные железистые сосочки. Главное отличие вида от *P. pulchella* — исключительно тройчатые листья, а также подушковидная форма роста (в верховьях р. Сомнительной произрастает раса *P. pulchella* с небольшими дерновинками и с тройными стеблями — var. *gracilicaulis* A. E. Porsild) и более широкие, обратнояйцевидные лепестки. Можно ожидать обнаружения вида во внутренних гористых частях острова — на сходных экотопах.

Привожу описание (№ 70 Юрцева, 1986 г.) сообщества, в составе которого найдена *P. uschakovii*. Местоположение и субстрат охарактеризованы выше. Анализ некоторых показателей химического состава поверхностной корки (горизонт 0—3 см) и нижележащего слоя рыхлого хрящеватого суглинка со щебнем (3—12 см) дал следующие результаты: для корки — pH (водный) 8.4, поглощенные Ca и Mg — 25.6 и 20.8 мг/экв., Na — 25 мг/100 г почвы; для рыхлого слоя (3—12 см) соответственно: 8.4, 30.4 и 12.0, 10.0, что говорит о накоплении в составе поверхностной корки солей кальция и, особенно, магния и натрия (состав анионов не определен).

Проективное покрытие растительности 20 (плотнее вдоль трещин), защебненность поверхности 55, голый мелкозем 25 %. Покрытие полукустарничков (*Artemisia glomerata* с обилием $\text{cop.}_1$-gr.) 4—5, злаков 4, осоковидных —, разнотравья 10—13 % (без *A. glomerata*), мхи+(в основном *Schistidium* sp.), лишайники+(*Thamnolia vermicularis*, *Cetraria nivalis*, *Dactylina* sp.).

---

[1] Латинские названия растений приводятся согласно работам: Юрцев и др. (1979а, б).

Злаки: с обилием cop.$_1$ — *Poa abbreviata* (покрытие 1—2 %), *Puccinellia wrightii* subsp. *colpodioides* (1 %), cop./sp. — *Roegneria villosa* subsp. *coerulea* (1—2 %), sp. — *Roegneria alaskana*, *Poa vrangelica*, *Festuca hyperborea*, sol. — *Festuca baffinensis*, *Deschampsia glauca*, rar. — *Puccinellia angustata* (начало склона), *Poa hartzii*.

Разнотравье: с обилием sp.-gr. — *Saxifraga oppositifolia* subsp. *smalliana* (1—2 %), *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Oxytropis gorodkovii*, *Potentilla uschakovii*, sol./sp. — *Artemisia furcata*, *Parrya nudicaulis* subsp. *septentrionalis* (1 %), *Potentilla subvahliana* (gr.), sol. — *Artemisia borealis*, *Potentilla pulchella*, *Eritrichium sericeum* subsp. *arctisibiricum* (gr.), *Lloydia serotina*, *Draba barbata*, *Braya pilosa*, sol./rar. — *Minuartia rubella*, rar. — *Taraxacum phymatocarpum*, *T. uschakovii*, *Antennaria friesiana* subsp. *beringensis* (gr.), *Castilleja elegans*, *Pedicularis verticillata*, *Minuartia rossii*, *Cerastium bialynickii*, *Draba subcapitata*, *Pedicularis villosa*, *Oxytropis wrangelii*, un. — *Erysimum pallasii* (розетка).

Состав сообщества типичен для карбонатных вариантов «арктических такыров» внутренней части острова (Юрцев, 1987).

2. **Potentilla × safronoviae Jurtz. et Soják, hybr. nov.** — *P. hyparctica* × *P. pulchella*: Юрцев. 1984. Аркт. Фл. СССР, 9, 1 : 148.

Planta inter *P. hyparcticam* Malte e sect. *Aureae* (Th. Wolf) Juz. et *P. pulchellam* R. Br. e sect. *Multifidae* (Rydb.) Juz. intermedia, ut videtur hybrida, caespitosa. Caudex ramosus, rami elongati, toti vel tantum apice residuis stipularum ferrugineis tecti. Caules 4—25 cm alti, ascendentes, saepe flexuosi, crassiusculi (infra 0.8—2.3 mm), apice (interdum a medio) ramosi, pilis longis rectis vel subflexuosis arrecte vel horizontaliter patentibus et pilis brevibus curvato-flexuosis patentibus et glandulis parvis induti. Folia basalia ternata, foliis 4—5 nato-digitatis (rarissime pseudo-digitatis) immixtis, 3—10 cm lg. Stipulae et auriculae eis latae, ferrugineae, disperse appresse pilosae, plerumque glandulosae. Petioli pilis rectis (0.5) 1—2 mm lg. tenuibus arrecte vel saepius horizontaliter patentibus et glandulis minutis subsessilibus vestiti. Foliolum terminale ambitu cuneato-obovatum vel ellipticum, sessile vel saepe petiolulatum, 1—3×0.6—1.8 cm magnum, ad 2/3 dimidii laminae dentatum (parte folioli media indivisa 3—6 (9) mm lt.), dentibus utrinque 2—5 latis ((2) 3—7×(1.5) 2—4.5 mm magnis) apice obtusis usque rotundatis, marginibus tangentibus vel saepius a sese remotis; foliola cetera minora. Foliola supra viridia, opaca, pilis longis rectis subappressis modice numerosis tecta, subtus pallide viridia (vel nonnulla canoviridia), opaca, interdum ad nervos modice submicantia, pilis longis subappressis rigidulis et item pilis brevibus curvatis vel flexuosis mollibus modice vel mediocriter numerosis (sed tomentum verum sparsum non formantibus) induta, interdum parviglandulosa. Folia caulina 1—2, ternata, raro simplicia. Inflorescentia congesta vel laxa, 1—4-flora. Flores crassiuscule pedicellati, ca. 1.6 cm in diam. Calyx pilis rectis patentibus longis et brevibus densiuscule tectus, parviglandulosus. Sepala ± triangularia, 3.5—6.5×2.5—3.3 mm; episepala oblongo-elliptica vel oblongo-ovata, 3—6××1.2—2.4 mm, sepalis breviora vel aequilonga. Petala lutea, sinuata, 6.5—8 mm lg., sepalis longiora. Antherae 0.25—0.4 (0.5) mm lg. Stylus subterminalis, basi intumescens (raro fere aequicrassus) et papillosus, 0.7—1 (1.2) mm lg. Nuculae non evolutae (planta ut videtur sterilis).

Typus: (Jacutia Orientalis arctica), promontorium Svjatoi Nos, 1 km ab statione polari Svjatoi Nos ad austro-austro-orientem, tundra diversiherboso-dryadosa lichenoso-muscosa in decliviis, 16 VIII 1976, defl., n° 706, I. N. Safronova (LE; isotypus PR).

Affinitas. A habitu simili *P. hyparctica* Malte vestito foliolorum diverso (i. e. foliolis subtus pilis longis et item curvato-flexuosis brevibus mollibus vestitis) sub lente facile distinguitur, plerumque etiam stylis longioribus et magis intumescentibus et foliis quinato-digitatis sparse admixtis differt. A *P. pulchella*

R. Br. inter alia foliis pinnatis deficientibus et ternatis praesentibus abhorret. A *P. tikhomirovii* Jurtz. (*P. hyparctica*×*P. arenosa* (Turcz.) Juz.) foliis nonnullis digitatis, forma dentium foliolorum et forma calycium discrepat. — *Б. Юрцев, I. Sojak.*

Тип: Якутская АССР, мыс Святой Нос, 1 км к юго-юго-востоку от полярной станции Святой Нос, склоны яров, разнотравно-дриадовая лишайниково-моховая бугристая тундра, 16 VIII 1976, отцв., № 706, И. Н. Сафронова (LE; изотип PR).

Паратипы (paratypi): о. Врангеля, окрестности бухты Сомнительной, 4.5 км к западу от устья р. Сомнительной, присклонная часть высокой левобережной террасы ручья Предвьючного (близ берега пролива), *Caricetum duriusculae*, на голых пятнах, единично, 31 VII 1984, отцв., Е. Ю. Слинченкова, Б. А. Юрцев (LE); там же, северное побережье лагуны Базовой в 4.5 км к востоку от устья р. Сомнительной, сухие приморские луговины на удалении от края 4 м карбонатной морской террасы, в травостое *Festuca cryophila* (вместе с *Potentilla pulchella*, *Salix reptans*, *S. glauca* subsp. *callicarpaea*, *Papaver schamurinii*), встречен 1 экземпляр, 25 VII 1986, отцв., Б. А. Юрцев (LE); Ponds Bay, 1984, Lyale (K); Svalbard: Crossbay, Kong Haakons halvo, 1907, Resvoll-Dieset (O); De Geerdalen, Skjorlokkstupet, 1939, Hadač (PR); Hotelneset, 1939, Hadač (PR).

По данным Soják (письмо от 25 IX 1987), этот гибрид, независимо возникающий в разных районах Арктики от произрастающих здесь же родительских видов с циркумполярным ареалом, характеризуется значительной стабильностью своих морфологических признаков и общим обликом ближе к *P. hyparctica*: преобладают тройчатые листья, пальчатые редки, у некоторых образцов могут отсутствовать; перистые листья отсутствуют (в 1 случае найден единственный ложнопальчатый лист — сбор 25 VII 1986 с о. Врангеля). Об участии *P. pulchella* в гибридной комбинации убедительно свидетельствуют наличие мягких коротких извилистых волосков на нижней стороне листочков хотя бы части листьев (помимо длинных прямых волосков на жилках и иногда — мелких железок) и присутствие отдельных пальчатых листьев, кроме того, характер соцветия (с коротковатыми утолщенными цветоножками), форма чашелистиков и характер столбиков — обычно более удлиненных, сильно расширенных к основанию и здесь с немногочисленными, но крупными железистыми сосочками. Против участия в гибридной комбинации какого-либо представителя секции *Niveae* говорит иной характер опушения нижней стороны листочков (отсутствие настоящего «войлока» из курчавых волосков), а также присутствие пальчатых листьев, форма листочков, их сегментов и форма чашелистиков.

Во всех имеющихся сборах *P.* ×*safronoviae* орешки недоразвиты, что склоняет к тому, чтобы рассматривать растение как настоящий гибрид. Репродуктивный барьер между *P. pulchella* (секц. *Multifidae*) и *P. hyparctica* (секц. *Aureae*) отчасти может возникать из-за различий в числе хромосом: 2n=28 у *P. pulchella*, 42 — у *P. hyparctica* subsp. *hyparctica* (Петровский, Жукова, 1983). Однако в приберингийских районах Арктики (в том числе и на о. Врангеля) известна и тетраплоидная нивальная раса *P. hyparctica* subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky с 2n==28; на о. Врангеля один раз было выявлено то же число и у сильноопушенной формы типовой расы (Юрцев, 1984: 212). В обоих случаях, когда мне приходилось наблюдать *P.*×*safronoviae* в природе (на о. Врангеля в окрестностях бухты Сомнительной), были встречены единичные особи в приморской полосе — в зоне налегания (пересечения) экологических амплитуд обоих родительских видов, на удалении 30—100 м от берега моря, в краевых частях высокой террасы (10—12 и 4—5 м); в обоих случаях в составе растительности имелись высокоарктические факультативные галофиты *Potentilla pulchella*, *Puccinellia angustata*, *Gastrolychnis triflora*. В первом случае это был присклонный участок 10—12-метровой террасы, занятый крупным реликтовым клоном степного вида *Ca-*

*rex duriuscula* (в сочетании с арктоальпийским криоксерофитом *C. rupestris*) (полный список растений этого участка, за исключением нашего гибрида, см.: Юрцев, 1981: 152; вместо *C. rupestris* ошибочно приведена *C. obtusata*). Во втором случае гибрид был собран на 4-метровой террасе на луговине, представляющей сукцессионную стадию зарастания суглинистых «арктических такыров» (на последних резко доминируют *Puccinellia angustata*, *Potentilla pulchella*, *Gastrolychnis triflora*). Основу травостоя образует *Festuca cryophila* (*F. rubra* subsp. *arctica*), в примеси — стелющиеся ивы *Salix reptans* и *S. glauca* subsp. *callicarpaea*, мак *Papaver schamurinii*.

В классическом местонахождении у мыса Святой Нос то же гибридное растение произрастало на высоких и крутых склонах к морю в разнотравно-дриадовой лишайниково-моховой тундре вместе с обоими родительскими видами. Здесь было собрано несколько дерновинок *Potentilla*×*safronoviae* — однако представляют ли они гибридогенную популяцию или все возникли непосредственно от скрещивания *P. pulchella* и *P. hyparctica* — пока трудно сказать. Кариосистематическое изучение гибридных растений и популяций вероятных родителей, а также опыты с искусственным скрещиванием могли бы пролить свет на природу описанного выше растения, возникающего политопно в разных секторах Арктики.

## ЛИТЕРАТУРА

*Петровский В. В.*, *Жукова П. Г.* Полиплоиды и диплоиды во флоре сосудистых растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 749—760. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.* Род *Potentilla* L. — Лапчатка. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. IX, ч. I. Л.: Наука, 1984, с. 137—234. — *Юрцев Б. А.* Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 11, с. 1436—1447. — *Юрцев Б. А.*, *Петровский В. В.*, *Коробков А. А.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщение 1. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979а, т. 84, вып. 5, с. 111—122; Сообщение 2. — Там же, 1979б, т. 84, вып. 6, с. 74—83.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 III 1988.

---

УДК: 582.572.2 (—925.2.13) Бот. журн., т. 73, № 11

И. Г. Левичев

# НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТЯНЬ-ШАНЯ

I. G. LEVICHEV. NEW SPECIES OF THE GENUS *GAGEA* (*LILIACEAE*) FROM THE WESTERN PART OF TIEN SHAN

Описаны 5 новых видов рода Gagea из Таласского, Киргизского, Кураминского и Атойнакского хребтов Тянь-Шаня.

**Gagea kuraminica Levichev, sp. nov.** — Plantae solitariae humiles, 8—13 cm altae. Bulbus 8—13 (18) mm in diam., guttiformis, senectute pedatus, tunicis coriaceis fissis atro-fuscis (interioribus stramineis) tectus. Bulbillus vegetativus statu juvenili formatus, solitarius, globosus, levis, griseo-ruber, 1.5—3 mm in diam., stolone brevissimo (0.5—1 mm). Folium radicale solitarium, inflorescentiam superans, basi apiceque attenuatum, in parte dilatata 2—3 mm latum, sectione lineari-concavum subtus tricostulatum. Caulis 8—10 cm altus, supra medium solo immersus, sectione quinquangularis. Folia caulina 2 (3), opposita, inferius inflorescentiae aequilongum, lanceolatum, 2—4 mm latum, in calyptram angustatum. Inflorescentia 3—5 flora, umbelliformis. Pedicelli subaequilongi, raropilosi, fructificatione reflexi. Perianthii phylla 9—12 mm longa, 1.5—2 mm lata, apice rotundata, intus flava, extus purpureo-viridia, lineari-lanceolata. Ovarium elongato-ellipsoideum, sessile. Capsula perianthii phyllis duplo brevior, rectangulari-ellipsoidea, sessilis. Semina incurvato-teretia (fig., *29—32*).

Habitatio. Secus et supra limitem superiorem regionis silvaticae.

Typus: Tian-Schan Occidentalis, jugum Kuraminicum, in parte superiore Abdzhas-Saj, regio subalpina ad nives, 2500 m s. m., 21 V 1981, N 86, I. Levichev (LE).

Affinitas. A *G. calyptrifolia* Levichev folio radicali angusto longe acutato, bulbillo solitario, a *G. pedata* Levichev folio radicali plano, pedicellis fructificatione reflexis, capsula brevi differt.

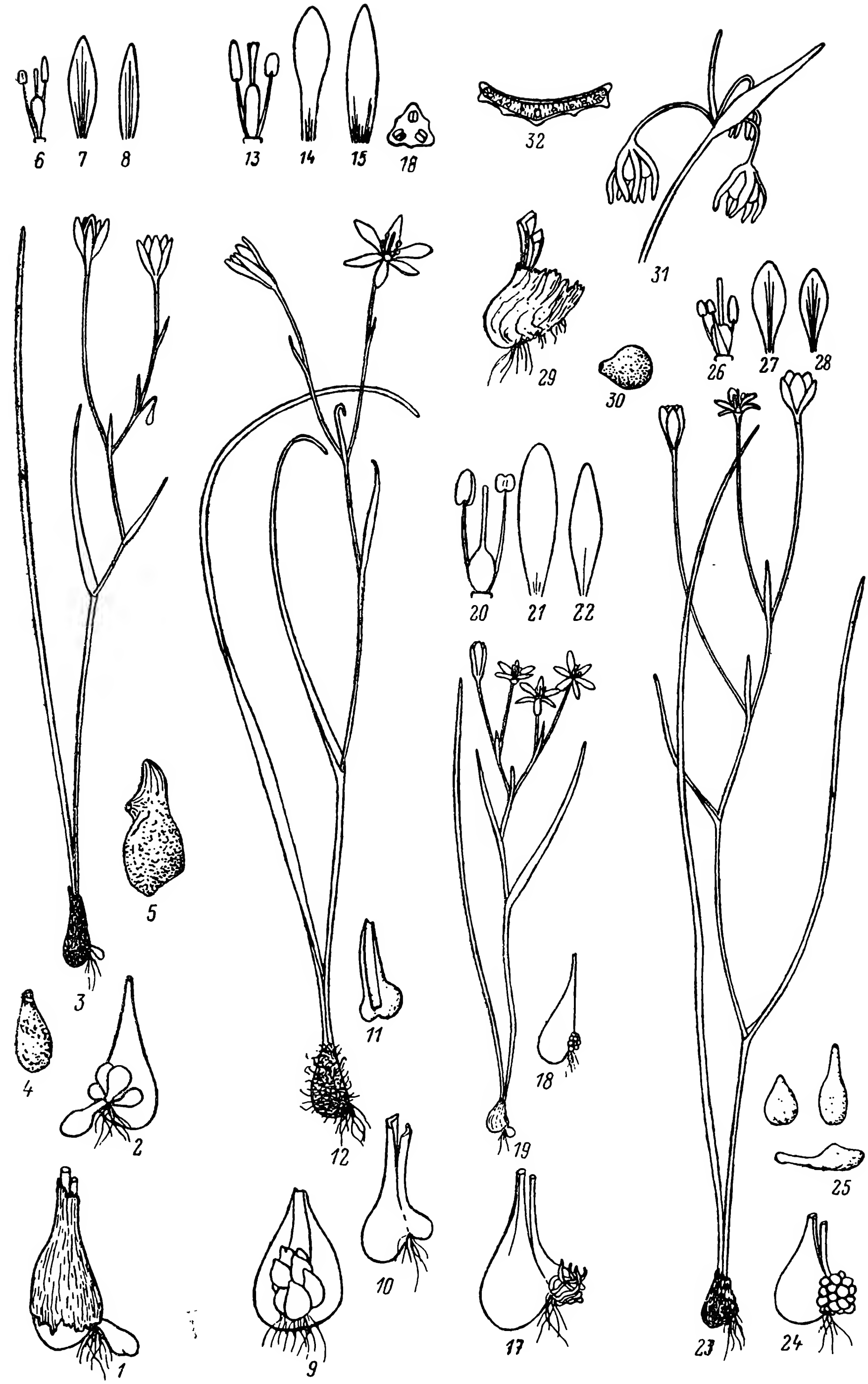
Одиночные приземистые, 8—13 см выс. растения. Луковица 8—13 (18) мм в диам., каплевидная, у старых экземпляров — стоповидная, покрыта темно-бурыми (внутренние соломенного цвета) раскалывающимися, кожистыми оболочками. Вегетативная луковичка образуется в ювенильной стадии, одиночная, шаровидная, гладкая, серо-черная, 1.5—3 мм в диам., на очень коротком (0.5—1 мм) столоне. Прикорневой лист одиночный, превышает соцветие, постепенно утоньчающийся к обоим концам, в расширенной части 2—3 мм шир., на срезе — линейно-вогнутый с тремя ребрышками снизу. Стебель 8—10 см, более половины погружен в почву, в сечении — 5-угольный. Стеблевых листьев 2 (3), супротивных, нижний равен соцветию, ланцетный, 2—4 мм шир., сужается в колпачок. Соцветие 3—5-цветковое, зонтиковидное. Цветоножки почти равные, редкоопушенные, при плодах — отогнуты вниз. Листочки околоцветника 9—12 мм дл., 1.5—2 мм шир., на вершине скругленные, внутри желтые, снаружи — пурпурно-зеленые, линейно-ланцетные. Завязь удлиненно-эллиптическая, сидячая. Коробочка в 2 раза короче листочков, прямоугольно-эллиптическая, сидячая. Семена изогнуто-вальковатые (см. рисунок, *29—32*).

Распространен вдоль и выше верхней границы древесного пояса.

Тип: Западный Тянь-Шань, Кураминский хр., верховье Абджас-Сая, субальпийский пояс, у снега, 2500 м над ур. м., 21 V 1981, № 86, И. Левичев (LE).

Родство. От *G. calyptrifolia* Levichev отличается узким, длиннозаостренным прикорневым листом и одиночной луковичкой, от *G. pedata* Levichev — плоским прикорневым листом и загнутыми книзу при плодах цветоножками, короткой коробочкой.

**Gagea angrenica Levichev, sp. nov.** — Plantae tenues ad 10—12 cm altae, solitariae vel per paucos in greges congestae, breviter setosae. Bulbus 5 mm in diam., elongato-guttiformis, tunicis tenuiter coriaceis fissis in collum breve (3—5 mm) fibrilloso-fissum continuatis tectus; statu juvenili quotannis bulbilli bulbiformes minuti gregarii apice affixi et unus basalis major oblique deorsum directus opacus, statu vero generativo basalis tantum formantur. Folium radicale solitarium, 0.3—0.5 mm latum, filiforme, sectione rotundato-semiorbiculare, inflorescentiae subaequilongum. Caulis 4—6 cm altus, tenuis, sectione orbiculari-triangularis, facie abaxiali et lateralibus obtuse costatus, internodiis tribus (quorum rarius duobus mediis). Folia caulina alterna, inferius inflorescentia duplo brevius, 1.5—2 mm latum, anguste oblanceolatum, sensim attenuatum. Inflorescentia pauciflora. Perianthii phylla 8—10 mm longa, 2—2.5 mm lata, intus flava, extus viridula, lanceolata, interiora latiora et longiora obtusa. Antherae flavae breviter oblongae, dehiscentes globosae. Ovarium obovoideum stipite longo. Stylus ovario aequilongus. Capsula obovoidea, in stipitem longum angustata, perianthii phyllis subduplo breviora. Semina? (Fig., *1—8*).



*Gagea angrenica*: *1* — луковица генеративного экземпляра; *2* — луковица ювенильного экземпляра; *3* — общий вид; *4*, *5* — луковички; *6* — тычинки (левый пыльник вскрывшийся) и пестик; *7* — внутренний и наружный (*8*) листочки околоцветника. *G. rufidula*: *9* — луковица имматурного экземпляра; *10* — луковица ювенильного экземпляра; *11* — базальная луковичка; *12* — общий вид; *13* — тычинки и пестик; *14* — внутренний и наружный (*15*) листочки околоцветника; *16* — поперечный срез завязи. *G. toktogulii*; *17* — луковица генеративного экземпляра; *18* — луковица ювенильного экземпляра; *19* — общий вид; *20* — тычинки и пестик; *21* — внутренний и наружный (*22*) листочки околоцветника. *G. talassica*: *23* — общий вид; *24* — луковица генеративного экземпляра; *25* — луковички; *26* — тычинки и пестик; *27* — внутренний и наружный (*28*) листочки околоцветника. *G. kuraminica*: *29* — луковица старовозрастного экземпляра; *30* — луковичка; *31* — соцветия при плодах; *32* — поперечный срез прикорневого листа.

Habitatio. In regione montana superiore.

Typus: Tian-Schan Occidentalis, jugum Kuraminicum, Abdzhas-Saj ad limitem superiorem juniperetorum, prope nives, 2300 m s. m., 21 V 1981, N 100, I. Levichev (LE).

Affinitas. A *G. capillifolia* Vved. floribus magnis, folio radicali uno et bulbillis peculiaribus, a *G. gageoide* (Zucc.) Vved. bulbillis caulinis nullis et floribus magnis distinguitur.

Тонкие, до 10—12 см выс., одиночные и немногочисленными группами, коротнощетинистые растения. Луковица 5 мм в диам., удлиненно-каплевидная, покрыта тонкокожистыми, раскалывающимися, продолженными в короткую (3—5 мм) мочалящуюся шейку оболочками. В ювенильной стадии ежегодно образуется группа мелких луковицевидных с верхним прикреплением луковичек и более крупная, наклонно вниз направленная, матовая базальная луковичка, в генеративной стадии — только базальная. Прикорневой лист одиночный, 0.3—0.5 мм шир., нитевидный, на срезе скругленно-полукруглый, равен соцветию. Стебель 4—6 см выс., тонкий, на срезе округло-треугольный с тупыми ребрами на абаксиальной и боковых сторонах, с тремя междоузлиями (реже — два из них срединные). Стеблевые листья очередные, нижний вполовину короче соцветия, 1.5—2 мм шир., узко-обратноланцетный, постепенно оттянутый. Цветки в немногоцветковом соцветии. Листочки околоцветника 8—10 мм дл., 2—2.5 мм шир., внутри желтые, снаружи — зеленоватые, ланцетные, внутренние шире и длиннее, тупые. Пыльники желтые, короткопродолговатые, вскрывшиеся — шаровидные. Завязь обратнояйцевидная, сужающаяся в длинную ножку, чуть более половины листочков. Семена ? (См. рисунок, *1—8*).

Распространен в верхнем поясе гор.

Тип: Западный Тянь-Шань, Кураминский хр., Абджас-Сай, верхняя граница арчовников, у снежника, 2300 м над ур. м., 21 V 1981, № 100, И. Левичев (LE).

Родство. От *G. capillifolia* Vved. отличается крупными цветками, одним прикорневым листом и особенностями луковичек, от *G. gageoides* (Zucc.) Vved. — отсутствием луковичек на стебле, крупными цветками.

**Gagea talassica Levichev, sp. nov.** — Plantae tenues graciles ad 15 cm altae, solitariae et per paucas in greges congestae, glabrae. Bulbus 3—4 mm in diam., oblique guttiformis, tunicis chartaceis fuscidulis pallidis tectus; quotannis bulbilli minuti, subgloboso-oblongi, stolone brevissimo, ob alveolos minutissimos opaci, in gregem laxe congesti formantur. Folium radicale solitarium, 0.5 mm latum, filiforme, sectione orbiculare, inflorescentiae subaequilongum. Caulis 8—10 cm altus, tenuis, sectione depresso-orbicularis, internodiis tribus. Folia caulina alterna, inferius inflorescentia brevius, filiforme, ad basin vix dilatatum. Inflorescentia pauciflora, pedicellis longis. Perianthii phylla 7—9 mm longa, 2.5—3 mm lata, intus pallide flava (?), extus nervis viridibus percursa, ovata, apice rotundata, basi valde angustata, interiora exterioribus longiora. Antherae flavae, oblongae, dehiscentes subglobosae, staminibus basi cuneiformiter dilatatis, styli medium haud attingentibus. Ovarium obovoideum, basi cuneiformiter angustatum, sessile. Stylus ovario aequilongus vel eo longior. Capsulla? Semina? (Fig., *23—28*).

Habitatio. Ad saxa in regione montana media systematis fl. Talas.

Typus: loca ripae sinistrae fl. Talas adjacentia, in locis subtiliter humosis ad terrassas rupium, piceetum, 2500 m s. m., 17 VII 1967, A. A. Ivaschczenko (LE).

Affinitas. A *G. delicatula* Vved. bulbillis vegetativis gregariis et folio caulino inferiore filiformi differt.

Тонкие, грациозные, до 15 см выс., одиночные и немногочисленными группами, голые растения. Луковица 3—4 мм в диам., косокаплевидная, покрыта светлыми, буроватыми, бумагообразными оболочками. Ежегодно образуется рыхлая группа мелких, округло-продолговатых, на очень коротком столоне, матовых от очень мелкой ячеистости луковичек. Прикорневой лист одиночный, 0.5 мм шир., нитевидный, на срезе — округлый, почти равен соцветию. Стебель 8—10 см выс., тонкий, на срезе приплюснуто-округлый, с тремя междоузлиями. Стеблевые листья очередные, нижний короче соцветия, нитевидный, почти не расширяется к основанию. Цветки в малоцветковом соцветии на длинных цветоножках. Листочки околоцветника 7—9 мм дл., 2.5—3 мм шир., с внутренней стороны бледно-желтые (?), снаружи — с зелеными жилками, яйцевидные, скругленные на конце и сильно сужены к основанию, внутренние — длиннее наружных. Пыльники желтые, продолговатые, вскрывшиеся — округлые, на клиновидных, у основания расширенных тычинках, не достигающих середины столбика. Завязь обратнояйцевидная, клиновидно сужающаяся к основанию, сидячая. Столбик длиннее или равен завязи. Коробочка? Семена? (См. рисунок, *23—28*).

Распространен по скалам в среднем поясе гор бассейна р. Талас.

Тип: левобережье р. Талас, мелкозем на террасах скал, ельник, 2500 м над ур. м., 17 VII 1967, А. А. Иващенко (LE).

Родство. От *G. delicatula* Vved. отличается группой вегетативных луковичек, нитевидным нижним стеблевым листом.

**Gagea toktogulii Levichev, sp. nov.** — Plantae minutae 5—14 cm altae solitariae vel gregariae, breviter setosae. Bulbus 2—4 mm in diam., oblique guttiformis, tunicis pallide fuscis tenuiter coriaceis, in collum breve (5 mm) fibrilloso-fissum continuatis tectus; statu juvenili exeunte et rarius statu generativo ineunte quotannis bulbilli minutissimi in grege pauci, annis sequentibus bulbillus unicus globosus (1—1.5 mm) pendulus, radicibus propriis sclerificatis haud crassis arcte perplexus formantur. Folium radicale unum 0.3—0.5 mm in diam., filiforme, sectione orbiculari-triangulare, inflorescentia brevius. Caulis 3—6 cm altus, sectione orbiculari-triangularis, internodiis 1—3. Folia caulina alterna, inferius inflorescentia duplo brevius, anguste oblanceolatum, sensim longe attenuatum. Inflorescentia plus minusve multiflora. Perianthii phylla 5—6 (8) mm longa, 0.7—1 mm lata, intus flava, extus viridia, exteriora lanceolata, obtusa, interioribus ovali-lanceolatis apice late rotundatis ad 1 mm breviora. Antherae flavae, ovali-oblongae, dehiscentes subglobosae. Ovarium obovoideum, basi angustatum. Stylus ovario longior. Capsula elongato-obovoidea, basi angustata, perianthio subduplo minor. Semina minutissima, brunnea, teretia, segmentiformia, interdum angulata (Fig., *17—22*).

Habitatio. Ad declivia lapidoso-schistosa et gypsacea inter fruticeta in regione montana inferiore systematis fl. Naryn.

Typus: regio Osch, jugum Atoinak, fl. Kurp-Saj, 12 IV 1976, R. Aidarova, A. Ubukeeva, R. Sultanova (FRU, isotypus LE).

Affinitas. A *G. capillifolia* Vved. bulbillo globoso, radicibus sclerificatis perplexo, folio radicali unico, omnibus partibus epigaeis rigidis, a *G. czatkalica* Levichev perianthii phyllis interioribus ellipticis, bulbillo ac folio radicali differt.

Небольшие, 5—14 см выс., одиночные и скученные группами, короткощетинистые растения. Луковица 2—4 мм в диам., косокаплевидная, покрыта светловато-бурыми, тонкокожистыми, продолженными в короткую (5 мм) мочалящуюся шейку оболочками. В конце ювенильной и реже в начале генеративной стадии ежегодно образуется немногочисленная группа очень мелких луковичек, в последующие годы — одна шаровидная (1—1.5 мм) свисающая книзу, плотно оплетенная собственными, не очень толстыми склерифицированными корнями. Прикорневой лист один, 0.3—0.5 мм в диам., нитевидный, на срезе округло-треугольный, короче соцветия. Стебель 3—6 см выс., на срезе округло-треугольный с 1—3 междоузлиями. Стеблевые листья очередные, нижний в 2 раза короче соцветия, узкообратноланцетный, постепенно длинно оттянутый. Цветки в более или менее многоцветковом соцветии. Листочки околоцветника 5—

6 (8) мм дл., 0.7—1 мм шир., внутри — желтые, снаружи — зеленые, наружные ланцетные, тупые, на 1 мм короче внутренних овально-ланцетных, ширококскругленных на верхушке. Пыльники желтые, овально-продолговатые, вскрывшиеся — округлые. Завязь обратнояйцевидная, сужающаяся к основанию. Столбик длиннее завязи. Коробочка удлиненно-обратнояйцевидная, сужена к основанию, чуть более половины околоцветника. Семена очень мелкие, коричневые, вальковатые, дольковидные, иногда — гранчатые (см. рисунок, *17—22*).

Распространен по каменисто-щебнистым склонам и на пестроцветах среди кустарников в нижнем поясе гор бассейна р. Нарын.

Тип: Ошская обл., Атойнакский хр., р. Курп-Сай, 12 IV 1976, Р. Айдарова, А. Убукеева, Р. Султанова (FRU, isotypus LE).

Родство. От *G. capillifolia* Vved. отличается шаровидной, оплетенной склерифицированными корнями луковичкой, одним прикорневым листом и жесткостью всех надземных органов, от *G. czatkalica* Levichev — эллиптической формой внутренних листочков, луковичкой и прикорневым листом.

**Gagea rufidula Levichev, sp. nov.** — Plantae protractae, 10—30 cm altae solitariae vel gregariae, breviter pilosae. Bulbus 6—8 mm in diam., oblique guttiformis, tunicis fibrilloso-fissis chartaceis, fuscidulo-griseis, in collum breve (0.3—1 cm) productis, radicibus sclerificatis tenuibus perplexus, radicibus nutrientibus rufulis. Specimina generativa bulbillis destituta; in statu immaturo inter duo folia radicalia bulbilli pallide fusci, quorum basalis major, atro-fuscus, bulbiformis, gregem capituliformem formantes adsunt, in statu juvenili bulbillus basalis tantum observatur. Folium radicale inflorescentia brevius, lineare, 1.5—2 mm latum, sectione angulatum. Caulis 5—15 cm longus, in solum haud profunde immersus, sectione orbicularis, costa obtusa abaxiali notatus, internodiis tribus. Folia caulina alterna, radicali conformia. Inflorescentia pauciflora protracta, pedicellis elongatis. Perianthii phylla 12—16 mm longa, 2—3.5 mm lata, apice rotundata, intus aurea, extus viridia, flavo—marginata, in fructibus albo—marginata, aequimagna, exteriora lanceolata, interiora cochleariformia. Ovarium oblongum, sessile. Semina tenuiter plana (fig., *9—16*).

Habitatio. Ad declivia schistosa regionum mediae ac superioris jugi Kirghizici (declive boreale et ad fontes fl. Susamyr et Koczkor).

Typus: jugum Kirghizicum, fl. Ala-Arcza, supra ostium Ak-Saj, 7 VI 1987, T. Issakova, I. Levichev (LE).

Affinitas. A *G. bulbifera* (Pall.) Salisb. bulbillis caulinis nullis, a *G. calantha* Levichev bulbillis basi capitatim aggregatis differt.

Вытянутые, 10—30 см выс., одиночные или скученные по несколько коротко-опушенные растения. Луковица 6—8 мм в диам., косокаплевидная, покрыта мочалящимися, бумагообразными, буровато-серыми, продолженными в короткую шейку (0.3—1 см) оболочками, оплетена тонкими склерифицированными корнями, питающие корни — рыжеватые. Генеративные особи без луковичек; в имматурной стадии между двумя прикорневыми листьями образуется головчатая группа светло-бурых луковичек, из них базальная — темнее и крупнее, луковицевидная; в ювенильной — только базальная. Прикорневой лист короче соцветия, линейный, 1.5—2 мм шир., на срезе угловатый. Стебель 5—15 см дл., неглубоко погружен в почву, на срезе округлый, с абаксиально расположенным тупым ребром, с тремя междоузлиями. Стеблевые листья очередные, схожи с прикорневыми. Цветки в немногоцветковом, вытянутом соцветии на удлиняющихся цветоножках. Листочки околоцветника 12—16 мм дл., 2—3.5 мм шир., на вершине скругленные, внутри — золотисто-желтые, снаружи зеленые, желтоокаймленные, при плодах белоокаймленные, равные, внешние ланцетные, внутренние ложковидные. Завязь продолговатая, сидячая. Семена тонко-плоские (см. рисунок, *9—16*).

Распространен по щебнистым склонам среднего и верхнего поясов Киргизского хр. (северный склон и верховье рек Сусамыр и Кочкор).

Тип: Киргизский хр., р. Ала-Арча, выше устья Ак-Сая, 7 VI 1987, Т. Исакова, И. Левичев (LE).

Родство. От *G. bulbifera* (Pall.) Salisb. отличается отсутствием стеблевых луковичек, от *G. calantha* Levichev — наличием головчатой группы луковичек у основания.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 IV 1988.

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582,683.2 (470.342)

**А. Н. Соловьев, Е. М. Тарасова**

## НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *SCHIVERECKIA PODOLICA* (*BRASSICACEAE*) В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

A. N. SOLOVJOV. E. M. TARASOVA. NEW LOCATION OF *SCHIVERECKIA PODOLICA* (*BRASSICACEAE*) IN KIROV REGION

На западном склоне Вятского увала по правому берегу р. Немды (правого притока 2-го порядка р. Вятки) в Советском р-не Кировской обл. на двух участках общей площадью 0.65 га скальных обнажений пермских рифовых известняков находится единственная на востоке Русской равнины популяция реликтового доледникового ксерофита флоры «сниженных альп» — шиверекии подольской *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz.

В 1975 г. учащийся Суводского лесотехникума С. П. Решетников на известняковых скалах правого берега р. Немды (бассейн р. Вятки) у бывшей дер. Камень Советского р-на (юг Кировской обл., подзона хвойно-широколиственных лесов) впервые собрал гербарные образцы шиверекии подольской *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz., которые определил ботаник А. Д. Фокин. В том же году Фокин, Решетников, А. Н. Соловьев собрали здесь серию гербарных образцов шиверекии подольской для фондового гербария Кировского областного краеведческого музея. При детальном обследовании берегов р. Немды в 1982 г. Соловьев обнаружил шиверекию подольскую на скальном массиве у бывшей дер. Тяптичи, в 3 км выше по реке от первого местонахождения. В мае и августе 1987 г. авторами проведено геоботаническое обследование обоих местонахождений.

Ранее *Sch. podolica* не указывалась для Кировской обл. в «Определителе. . .» (1975), во «Флоре СССР» (1939), «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1984) и в Красной книге СССР, куда шиверекия подольская занесена как редкий скально-степной европейский реликтовый вид с дизъюнктивным ареалом и сокращающейся численностью.

Местонахождения шиверекии подольской приурочены к единственному в Кировской обл. скальному массиву по правому берегу р. Немды, где рифовые известняки казанского яруса пермской системы выходят на поверхность в виде небольших (до 18 м выс. и 80 м протяженностью) отвесных уступов и скал, разделенных участками осыпи с тонким слоем дернины. Щебнистая осыпь постепенно закрывает обнажения, делая склон более пологим и доступным для разнотравья и древесно-кустарниковой поросли. Высота берега до 45 м, крутизна склона от 30° в нижней части до 40° в верхней.

Шиверекия подольская встречается на безлесных участках склона юго-западной экспозиции.

Основной участок с шиверекией подольской находится у бывшей дер. Камень против дер. Чимбулат. Известняки обнажаются здесь на протяжении 400 м. Высота не скрытых осыпью скал до 18 м. По отвесным скалам шиверекия подольская растет отдельными рыхлыми куртинками на уступах и в трещинах с покрытием не более 15 %, $\mathrm{cop}_1$. На открытых участках осыпи, где сформировался 2—4-сантиметровый слой дерново-карбонатной почвы, шиверекия подольская рыхлыми скоплениями и подушками до 30 см в диам. покрывает до 25 %, cop$_2$. Общая площадь с шиверекией подольской здесь около 0.5 га.

На втором участке у бывшей дер. Тяптичи высота известняковой «стенки» 14 м, протяженность 60 м. Со всех сторон это обнажение зарастает хвойным лесом. Редкие куртинки этого вида окаймляют лишь верхнюю кромку обнажения шириной 2—3 м, с проективным покрытием около 7 %, sol. Общая площадь с шиверекией подольской на этом участке составляет 0.15 га.

В третьей декаде мая цветущая шиверекия подольская была господствующим видом, заметно выделялась белыми пятнами на зелено-сером фоне обоих участков. Одновременно в цветущем состоянии находилось до 40 % экземпляров.

Скалы и крупные известняковые глыбы покрывают лишайники (виды родов *Cladonia*, *Xanthoria*, *Physcia*, *Peltigera*, *Placodium*, *Dermatocarpon*) и мхи (*Polytrichum*, *Abietinella* и др.).

Из деревьев и кустарников на обоих участках с шиверекией подольской встречаются береза бородавчатая, бересклет бородавчатый, шиповник иглистый, бузина сибирская, кизильник черноплодный, рябина обыкновенная, сосна обыкновенная, вяз гладкий, черемуха, ель европейская, крушина ломкая, ольха черная, ивы.

С появлением древесно-кустарниковой поросли начинается процесс вытеснения шиверекии подольской и сопутствующей ей наскальной растительности. На полностью облесенных участках скалистого склона шиверекия уже не встречается.

Из травянистых видов на скалах вместе с шиверекией подольской отмечены: *Cystopteris fragilis* — sol., *Poa angustifolia* — sp., *Draba nemorosa* — sp., *Schivereckia podolica* — sol.-cop$_1$, *Sedum purpureum* — sol., *S. acre* — sp.-gr., *Fragaria vesca* — sp., *Oxytropis pilosa* — sp., *Euphorbia subtilis* — sp., *Viola rupestris* — sp., *Pimpinella saxifraga* — sol., *Androsace septentrionalis* — sp.-sol., *Vincetoxicum hirundinaria* — cop.$_1$, *Dracocephalum thymiflorum* — sol., *Origanum vulgare* — sol., *Galium boreale* — sp., *G. mollugo* — sp., *G. aparine* — sp., *Artemisia absinthium* — sp., *Hieracium* sp.—sp.

На осыпи разной плотности травостой образуют следующие виды: *Cystopteris fragilis* — sp., *Poa pratensis* — sol., *P. angustifolia* — sol., *Urtica dioica* — sp., *Convallaria majalis* — sol., *Melandrium album* — sol., *Bunias orientalis* — sol., *Anemone sylvestris* — gr., *Schivereckia podolica* — cop.$_2$, *Sedum purpureum* — sp., *S. acre* — sp., *Geranium pratense* — sol., *Viola rupestris* — sp., *Pimpinella saxifraga* — sol., *Androsace septentrionalis* — sol., *Vincetoxicum hirundinaria* — sp., *Glechoma hederacea* — sp., *Dracocephalum thymiflorum* — sp., *Origanum vulgare* — cop.$_1$, *Veronica longifolia* — sol., *V. teucrium* — cop.$_1$, *Plantago media* — sol., *Galium boreale* — sol., *G. mollugo* — cop.$_1$, *Solidago virgaurea* — sol., *Achillea millefolium* — sol., *Tanacetum vulgare* — sol., *Artemisia absinthium* — sol., *Hieracium* sp.-sol.

В нижней части склона с более обильной древесно-кустарниковой порослью шиверекия подольская встречается только на крупных известняковых глыбах первого участка. Густое разнотравье состоит здесь из *Convallaria majalis* — sol., *Polygonatum odoratum* — cop.$_2$, *Lathyrus pisiformis* — cop.$_1$, *L. vernus* — cop.$_1$, *Vincetoxicum hirundinaria* — cop.$_3$ и других видов неморального комплекса.

В августе 1987 г. после затяжного прохладного периода отмечено вторичное цветение отдельных экземпляров шиверекии подольской на осыпи первого участка. В это время шиверекия незаметна на общем серо-зеленом фоне. Среди вегетирующих растений преобладал уже иной спектр видов: *Pteridium aquilinum* — cop.$_1$, *Calamagrostis* sp. — sp., *Convallaria majalis* — sol., *Delphinium elatum* — sp., *Berteroa incana* — sp., *Potentilla argentea* — sol., *Agrimonia eupatoria* — cop.$_1$, *Lathyrus pisiformis* — sp., *Hypericum maculatum* — sol., *Leonurus* *quinquelobatus* — sp., *Verbascum nigrum* — sp., *Linaria vulgaris* — sol., *Campanula sibirica* — sol., *Artemisia vulgaris* — sp.

Местообитание шиверекии подольской в Кировской обл. находится в 120 км южнее границы днепровского (максимального) оледенения, что согласуется с общим характером современного распространения вида, сохранившегося вдоль южного края максимального плейстоценового ледника (Флора СССР, 1939).

Это местонахождение заполняет существовавший разрыв в современном ареале шиверекии подольской между Приволжской возвышенностью (Жигули) и Уралом (окр. г. Чусового Пермской обл.).

На обоих участках шиверекия подольская исчезает в результате уничтожения ее скалолазами и зарастания склонов древесно-кустарниковой растительностью, затеняющей скалы и ускоряющей процесс их разрушения.

Популяция может исчезнуть также в результате авиахимобработок окрестных полей, которые начинаются здесь от самого берега реки.

В непосредственной близости от участков с шиверекией подольской ведутся разработки известняков и планируется строительство цементного завода.

Решениями Кировского облисполкома скалистые участки берега р. Немды взяты под охрану в качестве государственных памятников природы, утверждены границы охраняемых ботанико-геологических комплексов и меры по дальнейшему сохранению шиверекии подольской.

## ЛИТЕРАТУРА

*Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 480 с. — *Определитель* растений Кировской области. Ч. 2. Киров: Изд-во Киров. пед. ин-та, 1975. 304 с. — *Соловьев А. Н.* Сокровища вятской природы. Киров: Волго-Вят. кн. изд-во, 1986. 159 с. — *Флора* СССР. Т. 8. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 696 с. — *Флора* европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979. 355 с. — *Флора* северо-востока европейской части СССР. М.; Л.: Наука, 1984. 294 с.

Кировский государственный объединенный
историко-архитектурный и литературный музей.

Получено 25 XI 1987.

---

УДК 581.9 (571.61+571.62)
Бот. журн., т. 73, № 11

### С. В. Осипов

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НОВИНКИ ДЛЯ АМУРО-УДСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ (АМУРСКАЯ ОБЛАСТЬ И ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

S. V. OSIPOV. FLORISTIC FINDINGS IN AMUR-UDSK INTERFLUVE (THE AMUR REGION AND THE KHABAROVSK TERRITORY OF RUSSIA)

Приведено 8 видов, местонахождение которых на хр. Ям-Алинь лежит за пределами их ранее известных ареалов, и 9 видов, ближайшие местонахождения которых в материковой части Дальнего Востока известны в Охотии и на хр. Сихотэ-Алинь.

В 1982, 1984—1986 гг. автор в составе отряда Биолого-почвенного института ДВО АН СССР проводил геоботанические и флористические исследования на хр. Ям-Алинь (граница Амурской обл. и Хабаровского края проходит по водоразделу хребта). Ям-Алинь, Селемджинский, Эзоп, Дуссе-Алинь, Буреинский и некоторые другие хребты образуют непрерывную горную систему, обособленную с юга долиной р. Амур и довольно тесно связанную с горными системами более северных районов Дальнего Востока и Восточной Сибири. Ботаническое изучение этих хребтов дает немало интересных флористических находок (Нечаев, 1979, 1984; Ворошилов, Шлотгауэр, 1985, и др.).

Хр. Ям-Алинь расположен на границе двух флористических районов. Но в одних схемах районирования он отнесен в район, охватывающий бассейны рек Зея и Бурея (Флора СССР, 1939; Алфавитные указатели к т. 1—30, 1964). В т. 1 «Флоры СССР» дано более грубое изображение географической карты, на основе которого трудно судить о положении границы флористических районов относительно хр. Ям-Алинь). В других схемах граница пересекает хребет и его северная часть объединена с бассейнами р. Уда и нижнего течения р. Амур (Ворошилов, 1982; Сосудистые растения. . ., 1985).

Обследованный участок охватил подгольцовый и гольцовый пояса северной части хр. Ям-Алинь в верховьях рек Селиткан, Ассыни, Муникан. Площадь участка на карте 400—500 км², диапазон высот 1000—2000 м. В составе выявленной на этой территории флоры, которую можно рассматривать как конкретную флору (Толмачев, 1974), оказались виды, ранее не указанные для Амуро-Удского междуречья. Кроме литературных данных, по таким видам просмотрен гербарий Биолого-почвенного института ДВО АН СССР (VLA). В него же переданы наши материалы. Список этих видов приводится ниже. Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1981). Для нескольких гербарных образцов каждого вида указаны дата сбора, высотное положение (Г — гольцовый пояс, Пг — подгольцовый пояс), полевое название растительного сообщества, в котором собран образец. Географический пункт для всех образцов один и тот же.

*Carex concolor* R. Br. 21 VII 85, Г, 1900 м над ур. м., тундра; 16 VII 86, Пг, болото мохово-травяное; 26 VII 86, Пг, болото.

*C. jacutica* V. Krecz. (Опр. А. Е. Кожевников). 24 VII 84, Пг, 1200 м, луг зеленомошно-злаково-осоковый; 1 VIII 84, Пг, болото мохово-осоковое.

*C. lugens* H. T. Holm. 17 VII 82, Пг, тундра кустарничково-моховая; 8 VII 84, Пг, болото осоково-сфагновое; 18 VII 84, Пг, болото мохово-осоковое.

*C. microglochin* Wahlenb. (Опр. А. Е. Кожевников). 3 VIII 85, Пг, 1000 м, болото осоково-моховое; 17 VIII 86, Пг, 1200 м, болото мохово-осоковое; 19 VIII 86, Пг, 1200 м, болото мохово-осоковое.

*C. quasivaginata* Clarke (Опр. А. Е. Кожевников). 18 VII 85, Г, 1900 м, тундра зеленомошная; 19—20 VII 85, Г, 1900 м, тундра лишайниковая; 20 VII 85, Г, 1900 м, болото травяно-сфагновое.

*C. vaginata* Tausch. (Опр. А. Е. Кожевников). 14 VII 86, Пг, 1200 м, луг пустошный; 20 VII 86, Пг, 1200 м, луг; 4 VIII 86 Пг, 1200 м, луг пустошный. 1200 м, луг пустошный.

*Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge. 15 VII 82, Пг, луг заболоченный; 19 VII 84, Пг, луг пустошный.

*Huperzia petrovii* Sipl. 7 VII 85, Г, 1900 м, тундра кустарничково-моховая.

*Juncus biglumis* L. 29 VII 85, Пг, 1300 м, тундра; 9 VIII 85, Пг, 1200 м, болото мохово-травяное; 14 VII 86, Пг, 1200 м, болото мохово-осоковое.

*Pachypleurum alpinum* Ledeb. (Опр. В. В. Якубов). Июль 1982, Пг, 1300 м, луг кустарничково-разнотравно-осоковый; 18 VII 84, Пг, болото мохово-осоковое; 8 VIII 84, Пг, 1200 м, луг пустошный.

*Poa paucispicula* Scribn. et Merr. (Опр. Н. С. Пробатова). 8 VII 84, Пг, 1300 м, галечник.

*Ranunculus hyperboreus* Rottb. 15 VII 84, Пг, 1300 м; 29 VII 84, Пг, 1300 м.

*Saxifraga nelsoniana* D. Don. 22 VII 82, Пг, 1300 м, луг у ручья.

*Senecio lenensis* Schischk. (Опр. В. Ю. Баркалов). 12 VII 84, Пг, 1300, луг мохово-осоково-ситниковый; 24 VII 85, Пг, 1300 м, луг мохово-осоково-разнотравный; 11 VIII 85, Пг, ельник разнотравный.

*Stellaria umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir. 8 VII 84, Пг, у реки; 20 VIII 85, Пг, 1200 м, долинный лиственничник; 24 VII 86, Пг, 1200 м, долина реки.

*Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. s. str. 21 VII 82, Пг, осыпь.

*Trollius uncinatus* Sipl. 7 VII 82, Пг, 1300 м, луг разнотравно-осоковый; 17 VII 84, Пг, ельник травяно-кустарничково-зеленомошный.

Также собрана *Luzula confusa* Lindeb., которая указывается для хр. Дуссе-Алинь В. Б. Сочавой (1932). В более поздних «Флорах» этот вид для территории Амуро-Удского междуречья не приводится.

Местонахождение некоторых из названных выше видов на хр. Ям-Алинь является наиболее южным в материковой части Дальнего Востока. Ранее они отмечались не южнее линии хр. Тукурингра — долина р. Уды. Это — *Eritrichium villosum*, *Huperzia petrovii*, *Juncus biglumis*, *Pachypleurum alpinum*, *Ranunculus hyperboreus*, *Senecio lenensis*, *Trisetum spicatum* s. str. (Арктическая флора СССР, 1963, 1971, 1980; Шлотгауэр, 1978; Ворошилов, 1982, 1985; Шлотгауэр, Готванский, 1983; Сосудистые растения. . ., 1985, 1987). Основной ареал других видов в материковой части Дальнего Востока также лежит в Охотии и севернее, но они известны на хр. Сихотэ-Алинь: *Carex concolor*, *C. jacutica*, *C. lugens*, *C. microglochin*,[1] *C. quasivaginata* и *C. vaginata*,[2] *Poa paucispicula*,[3] *Saxifraga nelsoniana*,[4] *Stellaria umbellata* (Арктическая флора СССР, 1976, 1982, 1984, 1985; Вышин, 1985, 1986; Сосудистые растения. . ., 1985). Восточнее приводимого в литературе ареала расположено местонахождение на хр. Ям-Алинь *Trollius uncinatus* (Сипливинский, 1972; Флора Центральной Сибири, 1979). Но в связи с расплывчатостью таксономических границ этого вида, а также некоторых других (*Huperzia petrovii*, *Saxifraga nelsoniana*, *Senecio lenensis*, *Trisetum spicatum*) говорить о деталях их географических границ можно лишь довольно условно.

Из названных некоторые виды в обследованном районе довольно обычны. Это: *Carex concolor* — ассектатор и доминант мохово-осоковых болот, *C. lugens* — ассектатор и доминант мохово-осоковых болот и тундр, *C. vaginata* — ассектатор лугов, *Eritrichium villosum* — ассектатор лугов и болот, *Senecio lenensis* — ассектатор болот, лугов и тундр, *Trollius uncinatus* — ассектатор и содоминант лугов. Другие виды встречаются редко и, как правило, с очень низким обилием.

Выражаю искреннюю благодарность В. Ю. Баркалову, А. Е. Кожевникову, Н. С. Пробатовой, В. В. Якубову за просмотр и частичное переопределение необходимого для данного сообщения гербария.

## ЛИТЕРАТУРА

*Арктическая* флора СССР. Л.: Наука, 1963, вып. 4. 96 с.; 1971, вып. 6. 248 с.; 1980, вып. 8, ч. 1. 334 с.; 1984, вып. 9, ч. 1. 334 с. — *Васильев Н. Г., Куренцова Г. Э.* Поясность растительного покрова на горе Ко в Среднем Сихотэ-Алине. — В кн.: Комаровские чтения. Вып. 8. Владивосток: Приморское кн. изд-во, 1960, с. 21—40. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока. — В кн.: Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985, с. 139—200. — *Ворошилов В. Н., Шлотгауэр С. Д.* Новые и редкие виды восточного участка зоны БАМ и прилегающих территорий. — Бюл. ГБС, 1985, вып. 136, с. 40—44. — *Вышин И. Б.* Новые и редкие виды сосудистых растений Сихотэ-Алиня. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 6, с. 838—843. — *Вышин И. Б.* Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня: Дис. . . . канд. биол. наук. Владивосток, 1986. 229 с. — *Нечаев А. А.* Флористические находки с хребта Эзоп (Северное Приамурье). — Бюл. ГБС,

---

[1] В гербарии VLA есть сборы из окр. пос. Софийск (южные отроги хр. Эзоп) и с горы Тардоки-Яни (северная часть хр. Сихотэ-Алинь).

[2] Два последних вида осок В. Н. Ворошилов (1982) указывает для хр. Сихотэ-Алинь, рассматривая их как один вид.

[3] В гербарии VLA есть сборы В. В. Якубова с хр. Ям-Алинь в верховьях р. Селемджа.

[4] В гербарии VLA есть сборы из окр. пос. Софийск и с хр. Сихотэ-Алинь. Для хр. Сихотэ-Алинь вид указан также Н. Г. Васильевым и Г. Э. Куренцовой (1960).

1979, вып. 113, с. 49—54. — *Нечаев А. А.* Флористические находки из Северного Приамурья. — Бюл. ГБС, 1984, вып. 133, с. 34—38. — *Сипливинский В. Н.* Род *Trollius* L. на севере и востоке Азии. — Нов. систем. высш. раст., 1972, т. 9, с. 163—182. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985, т. 1. 398 с.; 1987, т. 2. 446 с. — *Сочава В. Б.* Высокогорная флора Дуссе-Алиня. — Бот. журн., 1932, т. 17, № 2, с. 185—202. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Флора СССР*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934, т. 1. 302 с.; 1939, т. 9. 342 с. — *Алфавитные* указатели к т. 1—30, 1964. 262 с. — *Флора* Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979. 536 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шлотгауэр С. Д.* Флора и растительность Западного Приохотья. М.: Наука, 1978, 132 с. — *Шлотгауэр С. Д., Готванский В. И.* Материалы к флоре бассейна р. Уян и Маар-Кюэльской впадины (Аяно-Майский район Хабаровского края). Хабаровск: ХабКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1983. 20 с.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 30 XI 1987.

# МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.002

В. Б. Гедых

## УЧЕТ ОБИЛИЯ КЛЮКВЫ РОТАЦИОННОЙ УЧЕТНОЙ ПЛОЩАДКОЙ

V. B. GEDYKH. REGISTRATION OF CRANBERRY ABUNDANCE IN ROTATION RECORD AREA

Предлагается перспективный метод учета урожая клюквы с помощью ротационной площадки.

Контагиозное распределение вегетативно-подвижных стелющихся побегов клюквы болотной — *Oxycoccus palustris* Pers. — затрудняет учет таких показателей ее обилия, как встречаемость, проективное покрытие и ягодная продуктивность. Используемые для учетов традиционные квадраты-сетки дают хороший результат при условии верного решения задачи — где и сколько заложить этих метровых учетных площадок. Но здесь-то и кроется главная трудность, ведь очень непросто осуществить непредвзятый отбор пунктов учета.

Систематический отбор потребует измерения рулеткой расстояний и выдерживания постоянных интервалов и направления при заложении площадок. Не легче и случайный отбор, поскольку различные интервалы между площадками, намеченные с помощью таблицы случайных чисел, опять-таки нужно измерить и выдержать в натуре. Если учесть, что часто больше половины участков обследуемой площади вовсе лишены клюквы, а плодоносящие клоны занимают 5—20 %, становится понятным, что значительная часть площади окажется «пустой» независимо от случайного или систематического сбора данных. Наш двухступенчатый метод отбора данных (Гедых, 1983) частично снимает затруднение: сочетание обкатки участка мерным геоботаническим колесом (МГК-1) с обычным площадочным учетом в плодоносящих куртинах сужает сектор поиска, экономит время и труд. Но если критически оценить и этот метод, отождествление линейной оценки с площадной оправдано не в полной мере. Именно это звено в последовательности сбора и анализа данных привело нас к мысли модифицировать комбинированный линейно-площадочный метод в площадочный, сохранив уже достигнутые преимущества систематического отбора обкатыванием и сужение сектора поиска, меньшую трудоемкость. Здесь резко очерчена альтернатива «размер площадки — оперативность оценки», разрешить которую неожиданно помогла далекая от геоботаники психология, указывающая на «магическое» число 7, отвечающее объему активной памяти человека. Чтобы приблизить к нему максимально возможное в природных условиях число ягод в контуре площадки, площадь последней должна быть соответственно уменьшена. С учетом естественной изменчивости количества ягод на микроплощадке размером 40 см$^2$ максимуму отвечает примерно 9 ягод или классов при классовом интервале 1 ягода. Для обоснования этого размера приведем несложный расчет (табл. 1), основанный на двух допущениях: площадь поперечника ягоды клюквы болотной примем 0.5 см$^2$, ягоды на площадке «упакованы» более чем рыхло и в 1 слой, так что перекрытия их контуров нет. С 1968 г. автор заложил уже не одну тысячу учетных площадок, но ни на одной

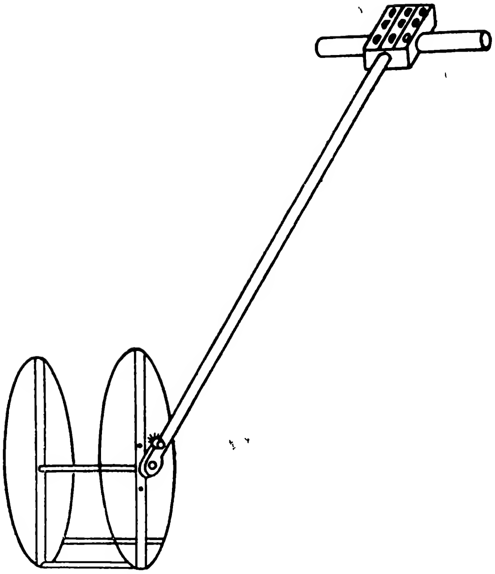


Рис. 1. Ротационная учетная площадка МГК-2.

из них число цветков или ягод не превышало 2 тыс. на 1 м$^2$, что эквивалентно 8 ягодам на 40 см$^2$.

Усовершенствованная нами модель МГК-2, или ротационная учетная площадка, включает уменьшенное облегченное колесо, жестко соединенное с другим таким же колесом двумя поперечными спицами, образующими прямоугольную рамку в 40 см$^2$, отпечатывающуюся на растительном покрове при прокатывании (рис. 1). МГК-2 включает стойку и рукоять с пакетом из трех 3-клавишных счетчиков. Одного взгляда на площадку, пришедшую в крайнее нижнее положение, достаточно, чтобы в ее контуре учесть несколько ягод (или цветков), зафиксировав их принадлежность к одному из 9 классов нажатием соответственно маркированного клавиша счетчика. Общее число оборотов автоматически фиксирует звездочка велосчетчика, так что, вычтя общее число значимых частот, легко установить частоту нулевого класса. Иными словами, в конце учета мы имеем статистический ряд различных по продуктивности микроплощадок, как правило, с асимметричным распределением частот. Нет необходимости доказывать, что множество мелких площадок лучше отразит особенности пространственного распределения и величину урожая, нежели одна равновеликая им всем площадка.

ТАБЛИЦА 1

Модель урожая ягод *Oxycoccus palustris*

| Число ягод (шт) на учетных площадках размером | | Покрытие ягодами, % | Урожай ягод | |
|---|---|---|---|---|
| 40 см$^2$ | 1 м$^2$ | | г/м$^2$ | кг/га |
| 40 | 10 000 | 50 | 5000 | 50 000 |
| 20 | 5 000 | 25 | 2500 | 25 000 |
| 4 | 1 000 | 5 | 500 | 5 000 |
| 2 | 500 | 2.5 | 250 | 2 500 |
| 0.4 | 100 | 0.5 | 50 | 500 |
| 0.2 | 50 | 0.25 | 25 | 250 |
| 0.04 | 10 | 0.045 | 5 | 50 |
| 0.02 | 5 | 0.025 | 0.5 | 5 |

В табл. 2 даны примеры результатов учета ягодной продуктивности клюквы болотной и клюквы крупноплодной. Очевидна единая частотная структура обоих рядов распределения микроплощадок по ягодной продуктивности, зримо проявляются главные «вкладчики» в урожай, т. е. площадки первых классов. Полученные оценки обилия носят интегрированный характер, поскольку их непременным слагаемым является встречаемость. Поскольку на заложение 1817 микроплощадок на верховом болоте потребовалось 45 мин, а 613 микроплоща-

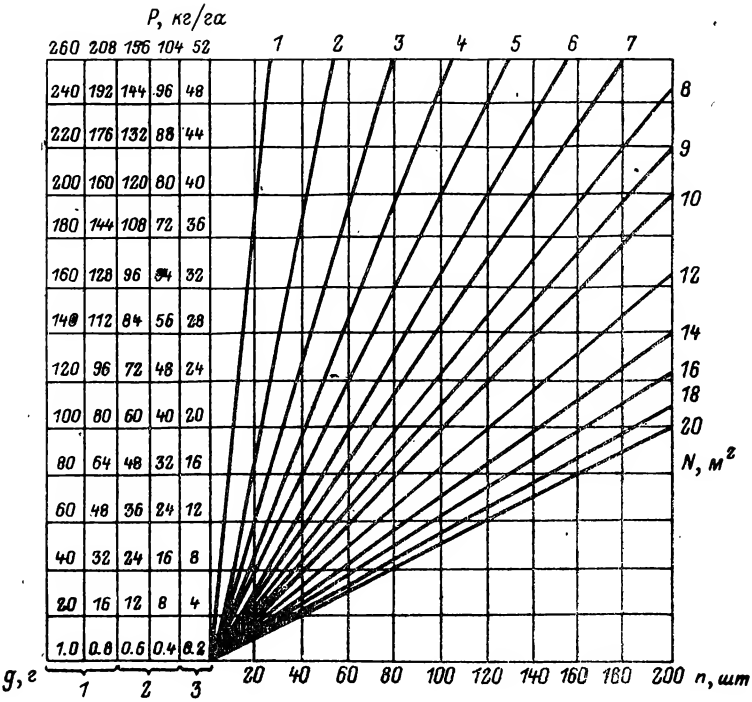


Рис. 2. Номограмма для расчета урожая ягод кустарничков сем. *Vacciniaceae*.

По оси абсцисс — число учтенных ягод, по оси ординат — величина урожая; радиальным лучам соответствуют площади учета *N*; *1* — *O. macrocarpus*, *2* — *O. palustris*, *3* — *O. microcarpus*.

## ТАБЛИЦА 2

Оценка урожая ягод двух видов клюквы ротационной площадкой

| Классы $x$ ($i=1$) | *O. palustris*, 25 VIII 87, верховое болото | | *O. macrocarpus*, 22 IX 87, ягодная плантация | |
|---|---|---|---|---|
| | Частоты микроплощадок | | | |
| | $f$ | $fx$ | $f$ | $fx$ |
| 0 | 1575 | | 225 | |
| 1 | 123 | 123 | 141 | 141 |
| 2 | 54 | 108 | 113 | 226 |
| 3 | 20 | 60 | 58 | 174 |
| 4 | 12 | 48 | 32 | 128 |
| 5 | 9 | 45 | 19 | 95 |
| 6 | 5 | 30 | 8 | 48 |
| 7 | 5 | 35 | 6 | 42 |
| 8 | 5 | 40 | 4 | 32 |
| 9 | 3 | 27 | 3 | 27 |
| 10 | 3 | 30 | 2 | 20 |
| 11 | 1 | 11 | 1 | 11 |
| 12 | 1 | 12 | 1 | 12 |
| 13 | 1 | 13 | | |
| | $\Sigma f=1817$ | $\Sigma fx=582$ | $\Sigma f=613$ | $\Sigma fx=956$ |
| | $P=(582\cdot 0.5$ г$\cdot 10^4)/7.268$ м$^2=$ $=400.4$ кг/га | | $P=(956\cdot 1.0$ г$\cdot 10^4)/2.452$ м$^2=$ $=3898.9$ кг/га | |

док на ягодной плантации были заложены за 21 мин, то производительность труда ротационной площадкой примерно вдвое выше таковой при обычных учетах на метровых квадратах.

Урожай можно выразить через произведение количества ягод на среднюю массу ягоды, отнесенное к площади учета, т. е. алгоритм урожая $P=(ng \cdot 10^4)/N$, где $P$ — урожай (кг/га), $n$ — всего учтенных ягод (шт), $g$ — средняя масса одной ягоды (г), $N$ — учетная площадь (м$^2$), рассматриваемая как произведение площади учетной площадки на их общее число. На основе этой связи построена номограмма (рис. 2), охватывающая практически весь спектр дикорастущих брусничных, с которыми приходится иметь дело в Белоруссии. Зная число учтенных ягод и площадь, на которой они были учтены, легко отыскать величину урожая на одной из вертикалей номограммы, соответствующей средней массе ягоды, интерполируя результат при необходимости. Номограмма и предложенная методика могут быть полезны в рекогносцировочных исследованиях и для инструментальной таксации ягодников.

## ЛИТЕРАТУРА

*Гедых В. Б.* Двухступенчатый метод отбора данных в ценопопуляциях *Oxycoccus palustris* Pers. — Экология, 1983, № 5, с. 84—86.

Белорусский НИИ лесного хозяйства,
Гомель.

Получено 3 II 1988.

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 09.581.92

## **W. Einhorn, H. Schiemenz, G. Schnurrbusch, U. Wegener, H. Weinitschke. Naturschutz und landnutzung** / Herausgegeben von Hugo Weinitschke. Jena: Fischer Verlag, 1987. 293 S. Bibl. 500. (**В. Айнхорн, Х. Шименз, Г. Шнуррбуш, У. Вегенер, Х. Вайничке. Охрана природы и землепользование** / Под ред. Х. Вайничке. 1987. 293 с. Библиогр. 500 назв.)

S. M. STOYKO. *W. EINHORN, H. SCHIEMENZ, G. SCHNURRBUSCH, U. WEGENER, H. WEINITSCHKE.* THE PROTECTION OF NATURE AND LAND USE / ED. BY H. WEINITSCHKE. 1987

Охрана природы и рациональное использование ее возобновимых и невозобновимых ресурсов является важнейшей проблемой, которая в разных масштабах касается всех народов Земли. Как научное направление охрана природы в настоящее время развивается в международном аспекте в качестве составной части охраны окружающей среды. Профессор Х. Вайничке предложил назвать данную научную отрасль «специальная охрана природы». Ее особым заданием является прежде всего разработка экологических основ рационального использования, восстановления и охраны растительного и животного мира, сохранения многообразия природных и окультуренных экосистем, имеющих жизнеобеспечивающее значение для общества и поддержания организованности биосферы. Биоэнергетической основой воспроизводства возобновимых природных ресурсов и функционирования экосистем является растительный мир. Поэтому упомянутая работа, в которой рассматриваются теоретические и практические вопросы специальной охраны природы, включая и вопросы охраны растительного мира, представляет интерес для широкого круга ботаников.

В главе 1 рассмотрены в историческом плане вопросы взаимодействия между обществом и природой и формы изменений в ландшафтах различных типов: девственном (в Средней Европе был примерно до 3-го тысячелетия до н. э.), естественном (до середины XIX в.), цивилизованном (до середины XX в.), культурном (сформировавшемся с середины XX в.).

В начале главы 2 отмечены задачи экологии и ландшафтной экологии в изучении усложняющихся отношений между обществом и окружающей средой. Показаны взаимосвязи между природными ресурсами и масштабы влияния на них различных форм загрязнения. Глава включает разделы: почвы и почвенное плодородие, вода и водное хозяйство, атмосфера и климат, животный и растительный мир, комплексность (Komplexität) окружающей среды.

Отмечена (с начала возникновения жизни) решающая роль в биосфере растений как аутотрофных организмов. Указана брутто — первичная продукция крупных наземных экосистем. Самой высокой продуктивностью (80 000 ккал·м$^2$·год) отличаются тропические и субтропические леса, занимающие площадь 14.7 млн км$^2$. Даже современное технически развитое сельское хозяйство может достичь лишь 60 % этой продукции и то при применении добавочной энергии.

Показаны антропогенные изменения в структуре растительного покрова ГДР. В течение последних 2 тыс. лет лесистость республики сократилась до 27.3 %.

В главе 3 «Формирование, использование и охрана человеком естественной окружающей среды» рассмотрены следующие вопросы: интенсификация сельского и лесного хозяйства в ГДР, водное хозяйство, горное дело и промышленность, поселения и транспорт, индустрия отдыха, комплексное многоцелевое использование и планирование ландшафта.

Особый интерес для ботаников, занимающихся вопросами заповедного дела, представляет глава 4 «Специальная охрана природы как часть социалистического земледелия». В ней рассмотрены: организация системы заповедных территорий в ГДР и методы ухода за ними, охрана находящихся под угрозой видов растений и животных, взаимоотношения между специальной охраной природы и уходом за ландшафтом. Автор отмечает, что особо охраняемые территории (ООТ) имеют исключительно важное значение для сохранения генофонда. Однако сейчас изменились критерии их выбора. В большей мере внимание должно уделяться не сбережению девственной природы, а сохранению ее особенностей, в первую очередь территорий с наличием возможно большего числа находящихся под угрозой видов.

Обоснованной в ГДР системой ООТ предусмотрено сбережение наиболее репрезентативного природного облика страны во всем многообразии его форм, независимо от степени человеческого влияния. В комплексе основных задач, стоящих перед ООТ, выделены: научные, документационные (сохранение эталонов для изучения истории развития природы в стране под влиянием человека), рефугиальные (сохранение генетического потенциала, очагов репродукции), народнохозяйственные (земледельческие и пр.).

Исходя из целевых задач, стоящих перед системой ООТ, предложено 18 оценочных критериев для рекомендуемых к охране экосистем.

Вся площадь заповедных участков ГДР различного назначения составляет 1 % территории республики (не учитывая площади ландшафтоохранных областей). Утверждены следующие категории охраняемых территорий и объектов: охраняемые участки (Naturschutzgebiete); ландшафтоохранные области (Landschaftschutzgebiete); памятники природы (Naturdenkmale und Flachennaturdenkmale); охраняемые биогруппы деревьев — аллеи, живые изгороди и т. п. (Geschützte Gehölze); охраняемые парки; охраняемые и угрожаемые виды растений и животных.

ГДР — густозаселенная индустриальная страна, в которой в среднем на 14.4 км$^2$ приходится поселок или город. Учитывая большую плотность инфраструктурных учреждений, нет возможности создавать большие по площади ООТ. В стране имеется 761 охраняемый природный участок типа резерватов [1] площадью 102.7 тыс. га. Свыше 70 % из них имеют площадь меньше 100 га. Данная категория включает 309 резерватов лесных, 76 гидрологических, 13 геологических, 88 ботанических, 92 зоологических и 183 комплексных. При создании ботанических резерватов учитываются ботанико-географические и фитоисторические мотивы: сохранение угодий флористически богатых и фитоценотически разнообразных, охрана генофонда реликтовых и эндемических растений, сохранение видов на границе ареала и азональных сообществ.

Очень важен вопрос дальнейшего состояния ООТ и необходимости ухода за ними. На основании специальных исследований в округах Лейпциг, Дрезден и других установлено, что, как и в неохраняемых территориях, в резерватах исчезают раритетные виды. В ряде случаев произошли нежелательные ценотические изменения в заповедных лесных массивах (например, наблюдается исчезновение липы в резервате «Kolbitzer Lindenwald»), в резерватах ксерофитной растительности и пр. Таким образом, сделан вывод о том, что ООТ также нуждаются в уходе со стороны человека, так как только благодаря уходу можно сохранить то состояние, которое было во время взятия ООТ под охрану. Исключением являются абсолютные резерваты (Totalreservate, в ГДР их 182 площадью 6989 га, или 7 % площади ООТ), в которых запрещено любое вмешательство.

---

[1] Площадь резервата соответствует в СССР памятнику природы.

ЮНЕСКО в рамках программы МАБ утвердило по предложению правительства ГДР два биосферных заповедника: «Steckby—Lödderitzer Forst» в бассейне Эльбы (3500 га) и «Wessertal» в окр. пос. Сугл (1384 га).

Национальных парков в ГДР нет, но зато организована широкая сеть ландшафтоохранных областей (Landschaftschutzgebieten). По состоянию на 1 января 1984 г. в республике было 400 таких охраняемых ландшафтов площадью 19 349 км$^2$, т. е. 17.9 % территории республики (дана природоохранная характеристика важнейших из них). Эта категория включает ландшафтные комплексы, отличающиеся особыми природными достопримечательностями, пригодными для массового отдыха населения, рекреационными ресурсами и являющиеся примером образцового ухода за ландшафтом. Главное назначение ландшафтоохранных областей — рекреационное, поэтому застройка и все виды землепользования в них осуществляются с целью оптимизации структуры окультуренного ландшафта. Аналогичные категории особо охраняемых ландшафтов есть в ЧССР, ПНР, ВНР и других странах, где они пользуются большой популярностью. Имеются предложения организовать и в СССР такие охраняемые территории рекреационного и природоохранного назначения под названием «Региональные природные ландшафтные парки» (Стойко, 1985).

Категория «Памятники природы и памятные природные участки» включает природные объекты, имеющие научно-природоведческую, эстетическую или культурно-историческую ценность (биотопы угрожаемых видов и их сообществ, биогруппы ценных деревьев, интересные геологические и гидрологические объекты и др.).

Для ботаников представляет интерес раздел данной главы — «Охраняемые и находящиеся под угрозой виды растений». В нем рассмотрены закономерности изменения флоры и причины современного ее обеднения, степень угрожаемости для растений и методы видовой охраны.

Из известных в ГДР 1768 видов растений 83 вида исчезли, 103 видам угрожает исчезновение, 145 видов находится в сильно угрожаемом состоянии, 251 — в слабо угрожаемом, 82 — в потенциально угрожаемом. Рассмотрены естественные причины обеднения флоры (природные катастрофы, сукцессии, вымирание в рамках эволюции) и антропогенные (прямые и косвенные). Обоснованы разные способы охраны раритетных видов (путем заповедного режима, содействия естественному возобновлению, посредством охраны биотопов и пр.).

В последних, 7-й и 8-й, главах рассматриваются правовые и организационные вопросы охраны природы в ГДР, а также вопросы международного сотрудничества в данной области.

Рецензируемую работу красной нитью пронизывает идея о том, что как сейчас, так и в будущем многоплановая проблема охраны окружающей среды должна решаться на эколого-экономической основе при конструктивной связи между специальной охраной природы, рациональным землепользованием и охраной природного и окультуренного ландшафта. Есть основания считать, что с ее содержанием с интересом ознакомятся ботаники, экологи, географы, экономисты и другие специалисты, занимающиеся вопросами охраны окружающей среды в нашей стране.

*С. М. Стойко.*

Львовское отделение
Института ботаники АН УССР.

Получено 13 X 1987.

### Ареалы деревьев и кустарников СССР. В 3-х т. Т. 3 / С. Я. Соколов, О. А. Связева, В. А. Кубли, при участии Р. В. Камелина, Г. П. Яковлева, В. П. Грубова и др. Л.: Наука, 1986. 182 с.

I. S. IVCHENKO, N. M. FEDORONCHUK. AREAS OF TREES AND SHRUBS OF THE USSR. VOL. 3. 1986

В наиболее плодотворный период издания региональных флор (II половина XIX—I половина XX вв.) возникла и получила широкое развитие публикация дендрологических сводок, проводившаяся в сходном ботанико-географическом ключе. Вместе с тем они всегда имели своеобразную специфику и нередко составлялись с уклоном в геоботанику, лесоведение, ресурсоведение, техническое использование древесины. При всем этом авторы подобных трудов не могли обойти вниманием имеющие непреходящее значение вопросы систематики и географии деревьев и кустарников. Зачастую именно эти вопросы вследствие некомпетентности были освещены ими наиболее слабо и соответствующие разделы изобиловали многочисленными неточностями. На это неоднократно обращалось внимание ботанической общественности в тех случаях, когда работы рецензировали флористы и систематики.

В период создания главного флористического издания страны — «Флоры СССР» (1934—1960) — на базе ведущего ботанического учреждения — Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа) — возникла школа советских дендрологов, которая в своем многотомном издании «Деревья и кустарники СССР» (1949—1962) наряду с решением целого комплекса вопросов задачей первостепенной важности избрала именно изучение сложных для целого ряда таксонов аспектов систематики и географии древесных растений. Одновременно закладывались теоретические основы для самостоятельного направления — ботанической дендрологии, включающей дендрофлористику. При известной близости к флористике как таковой уже в начальных этапах дендрологических исследований стали вырисовываться оригинальные черты этого направления, которые выражались прежде всего в определенной практической направленности издания. Что касается ключевого вопроса ботаники — проблемы вида, — то дендрологи на основании полученных систематических результатов, подкрепленных в первую очередь сведениями о географическом распространении древесных растений, попытались создать оригинальную концепцию так называемого крупного вида. Это было вызвано прежде всего решением насущных вопросов использования древесных растений в различных сферах народного хозяйства. Здесь, конечно, не могли не возникнуть разногласия в понимании систематического положения ряда представителей дендрофлоры СССР у различных исследователей. Такого рода проблемы были, есть и будут в систематике. В дендрологической систематике они осложнены и обострены упомянутыми историческими и концептуальными аспектами.

Перед нами заключительный том 3-томного издания «Ареалы деревьев и кустарников СССР». Десять лет продолжалась его публикация. Работа над «Ареалами» началась вскоре после завершения издания «Деревьев и кустарников СССР». Вышедший в 1965 г. его 7-й том под названием «География древесных растений СССР» (авторы С. Я. Соколов и О. А. Связева) явился прямой предпосылкой для создания «Ареалов».

Как уже отмечалось, авторский коллектив советских дендрологов, который долгие годы возглавлял проф. Соколов, в отличие от многих других союзов единомышленников давно и достаточно определенно заявил о своем научном кредо в вопросе концепции вида. Не может не вызвать уважения и тот факт, что со времени завершения «Деревьев и кустарников СССР», когда, очевидно, окончательно и оформились взгляды авторов на объем вида, они, уже несколько в ином составе (при непременном участии ученицы Соколова Связевой), очень последовательно следуют избранному много лет назад курсу, придя в результате к рецензируемой работе. При этом авторы проявили известную гибкость, вполне допустимую в ботанико-географических сводах с существенными элементами критико-систематической обработки, дающую возможность варьировать концептуальными воззрениями в зависимости от особенностей представителей тех или иных родов. В качестве примера приведем характеристику только двух видов из рецензируемого выпуска: *Acer stevenii* Pojark. и *Tilia sibirica* Bayer. Отмечая, что первый вид — эндемик СССР, авторы в сноске справедливо заметили, что он «морфологически плохо отличим от *A. hyrcanum* Fisch. et Mey., который, вероятно, и следует рассматривать как дикорастущий в Крыму» (с. 74). Однако *A. stevenii* тем не менее фигурирует в качестве самостоятельного вида. Применительно к другому самостоятельному виду — *T. sibirica* — констатируется, что это не только эндемичный, но и реликтовый вид. Эта липа, впрочем, также «морфологически и биологически очень близка к *T. cordata* и часто трудноотличима от нее» (с. 89). В отношении многих других таксонов, приведенных в данном томе, мнение авторов, как правило, не отклоняется от сложившегося понимания вида в плане необходимости его «укрупнения». Между тем следует напомнить, что в рецензиях на предыдущие тома «Ареалов» чаще всего критиковались именно результаты таких систематических обработок. Поэтому вполне объяснимо стремление авторов предварить выпуск заключительного тома отдельными публикациями, появившимися в 80-х годах на страницах «Ботанического журнала». В этих статьях было охвачено несколько сложных в систематическом отношении таксонов. Например, Г. П. Яковлев и О. А. Связева с позиций «крупного» вида предложили новую трактовку представителей трудного таксона *Chamaecytisus* Link (у авторов «Ареалов» — *Cytisus* L.) и отнесли многие виды в синонимы к сборному *Ch. hirsutus* L. Несколько раньше данный род обработал Н. Н. Цвелев, акцентировавший внимание на филогенетических и флорогенезисных особенностях изученных видов и не проделавший в многочисленном видовом кадастре *Chamaecytisus* почти никаких сокращений. В своей публикации Яковлев и Связева полемизируют с Цвелевым по поводу объема вида у ракитников выделенной им секции *Chrysochamaecytisus* Tzvel. с типом *Ch. hirsutus* (L.) Link. Различные трактовки систематических особенностей всегда были допустимы, вызывает недоумение лишь стремление Яковлева и Связевой вначале провести таксономические изменения (синонимирование ряда таксонов видового ранга), а затем сделать вывод, что эти систематические исследования нуждаются в подкреплении экспериментальными данными.

Вместе с тем уже во 2-м томе «Ареалов» можно было отметить и одобрить способ краткого и выразительного обсуждения вопросов таксономии критических видов в «Примечаниях», которыми завершались их характеристики. В рецензируемом заключительном томе эти вопросы также обсуждаются довольно живо, но преимущественно в подтекстовых сносках. Посредством такой формы подачи материала авторы несколько парадоксальным образом примыкают к появившемуся в последние 10—15 лет направлению в отечественных систематических обработках древесных растений, получившему развитие в трудах Е. Г. Боброва, Н. Н. Цвелева и других авторов. Представители этого направления придерживаются позиций так называемой аналитическо-генезисной, неформальной систематики; для них проведение таксономических изменений имеет второстепенное значение, а на первом плане — стремление познать и описать глубинные процессы развития и формирования популяций во временном и пространственном аспектах.

Нам импонирует осознанное или неосознанное стремление авторов «Ареалов» приблизиться к находящимся в стадии становления принципам аналитической систематики, что подтверждается наличием и содержанием подтекстовых сносок. Кроме того, в сносках часто фигурируют наименования растений, которые отсутствуют среди принятых видов и видов, оказавшихся в синонимических реестрах. Между тем для первых видов, помимо невыясненности систематических положений, в ряде случаев в сносках обсуждены неопределенности другого характера: отсутствие гербарных сборов для ряда пунктов (*Cytisus skrobiszewskii* Pacz., *C. austriacus* L., *Caragana acanthophylla* Kom., *Onobrychis cornuta* (L.) Desv.), наличие сомнительных гербарных экземпляров (*Astragalus polyceras* Kar. et Kir.), различное трактование ареалов отдельных видов (*Nitraria komarovii* Iljin et Lava, *Cornus controversa* Hemsl. ex Prain), необходимость поисков некоторых видов в природе для подтверждения их произрастания в отдельных пунктах (*Ewersmannia subspinosa* (Fisch.) B. Fedtsch., *Rhododendron mucronulatum* Turcz.), потребность в проверке некоторых современных сообщений о наличии растений в определенных местонахождениях (*Acer hyrcanum* Fisch. et Mey.), необходимость разграничения «дикорастущих и одичавших культурных форм экземпляров» (с. 101) (*Elaeagnus angustifolia* L.).

В меньшей степени, чем в 1-м томе, но все же представлено и упомянутое «Примечание». Например, кроме 109 видов самого обширного рода *Astragalus* L. ведущего семейства *Leguminosae* Juss. (в его состав входят также 84 вида из 26 родов), в «Примечаниях» упомянуто еще 7 видов: указанный весьма давно и с тех пор не обнаруживавшийся *A. coarctatus* Trautv.; нуждающиеся в поисках в природе *A. condensatus* Ledeb., *A. cysticalix* Ledeb.; встречающиеся крайне редко и подлежащие дополнительному изучению *A. tanae* Sosn., *A. vereszczaginii* Kryl. et Sumn., *A. xanthotrichus* Ledeb., малоизвестный вид *A. karatjubekii* Golosk., биология и экология которого не изучались. Из числа же видов данного рода, помещенных в синонимы, наименее заслуживали такой участи, на наш взгляд, произрастающие в ограниченном количестве местонахождений *A. odessanus* Bess., для которого присуща четкая экологическая приуроченность к выходам гранитов и известняков, и *A. cretophilus* Klok. — вид, имеющий выразительные отличительные признаки (окраска побегов, форма листочков, размеры семян).

После видов сем. *Leguminosae* (с. 4—53) следует характеристика еще 400 видов, относящихся к 61 роду и 33 семействам.[1] На этом представительном материале хорошо заметны изменения, происшедшие на различных таксономических уровнях, в основном в плане уменьшения количества семейств и родов по сравнению с изданием «География древесных растений СССР». Авторы «Ареалов» никак не мотивируют предпосылки этого явления, подчеркивая лишь, что из состава видов исключены кустарнички и полукустарники ряда семейств. Действительно, представители этих биоморфологических групп, таких, например, родов, как *Haplophyllum* Adr. Juss. (*Rutaceae*), *Euphorbia* L., *Flueggea* Willd., *Andrachne* L. (*Euphorbiaceae*), *Fumana* (Dun.) Spach (*Cistaceae*), *Stelleropsis* Pobed. (*Thymelaeaceae*), *Phyllodoce* Salisb., *Cassiope* D. Don, *Harrimanella* Cov., *Arcterica* Cov., *Arctous* (A. Gray) Niedenzu (*Ericaceae*), не вошли в «Ареалы». Исключены также целые семейства, представленные как одним (*Empetraceae* S. F. Gray, *Linaceae* S. F. Gray, *Frankeniaceae* S. F. Gray, *Onagraceae* Juss., *Apiaceae* Lindl., *Diapensiaceae* Lindl., *Plumbaginaceae* Juss. (насчитывает более 60 видов), *Primulaceae* Vent.) или двумя-тремя родами (*Pyrolaceae* Dumort., *Vacciniaceae* S. F. Gray, *Boraginaceae* D. Don, *Caprifoliaceae* Juss.), так и включающие более десяти родов (*Lamiaceae* Lindl., *Asteraceae* Dumort.). Очевидно, авторы пошли на столь многочисленные сокращения еще и потому, что к завершению трехтомника уже не имели, к сожалению, возможности включить в него все свои материалы из-за издательских ограничений.

Все имеющиеся видовые характеристики выдержаны в одном ключе, но далеко не все они в одинаковой степени насыщены соответствующими материалами. Однако эколого-ценотическая и биологическая характеристики, хотя в ряде случаев и очень краткие и неполные, имеют место в подавляющем числе случаев. Исключение составили растения, недавно описанные в качестве самостоятельных видов и впервые обнаруженные на территории СССР в результате флористических исследований, или, наоборот, известные весьма давно в до сих пор не изученных, как правило, труднодоступных местонахождениях. Легко можно установить прямую связь достаточно полной эколого-ценотической и биологической изученности, как правило, широкоареальных видов с их разнообразным использованием в народном хозяйстве. В то же время виды, изученные слабо, с ограниченным распространением неизвестны в практическом аспекте. Некоторые виды снабжены краткой характеристикой их палеоботанических особенностей, иные рекомендуются в качестве непременных объектов при природоохранной деятельности. Как это обычно происходит при издании многотомных флористических работ, за время, прошедшее между выходами первого и последнего томов накапливается материал, позволяющий внести ряд уточнений и дополнений по тем или иным составляющим видовые характеристики. Такие дополнения могут служить своеобразным показателем добросовестности авторов при учете доступных им сведений. Авторы рецензируемого издания (а точнее Связева) по возможности учли как монографические издания последнего десятилетия, так и публикации, имеющие более локальный характер. К общему реестру деревьев и кустарников СССР, насчитывающему (по итоговым данным) около полутора тысяч видов, относящихся к 60 семействам, благодаря исследованиям последних лет могут быть добавлены *Populus balsamifera* L. и *Exochorda serratifolia* S. Moore, для которых в разделе «Дополнения и изменения к томам 1 и 2» даны краткие, хотя и имеющие вполне объяснимые пробелы, характеристики по унифицированным для всего издания параметрам.[2] Характеристики еще 99 видов, представленных в «Дополнениях», которые уже входили в 1 и 2 тома «Ареалов», расширены новыми сведениями хорологического плана. Текстовая часть завершается обширным списком литературы (с. 151—166), состоящим из 891 наименования, собранной по 1985 г. включительно.

---

[1] В аннотации «Ареалов», помещенной на обороте титула, ошибочно указывается, что в него включено 33 семейства, а не 34, как на самом деле.

Как и предыдущие тома «Ареалов», настоящий снабжен обширным картографическим материалом. Он по-прежнему расположен, к сожалению, на двух сторонах форматных листков, что создает известные неудобства при его использовании, так как эти листки не переплетены. Очевидно, многие исследователи самостоятельно уже восполнили этот пробел у карт первых двух томов, теперь это предстоит проделать для последнего. Разномасштабность карт позволяет ясно представить себе основные местонахождения всех видов на территории СССР. В тех случаях, когда местонахождений немного, авторы разумно совместили на одной карте части ареалов двух видов, пользуясь различной символикой при нанесении точек.

Рецензируемый труд с учетом всех трех томов является выдающимся вкладом в отечественную дендрохорологию. Его не обойдут стороной систематики, флористы, лесоведы, ресурсоведы при решении разнообразных задач, стоящих перед ними. При этом еще длительное время не смолкнут споры при обсуждении отдельных аспектов таксономии древесных растений. Эта работа, без сомнения, явится необходимым фундаментом для дальнейшего развития теоретических основ ботанической дендрологии. Трехтомник «Ареалы деревьев и кустарников СССР» долго будет необходим в практической деятельности по рациональному использованию и охране нашего дендрологического богатства.

*И. С. Ивченко, Н. М. Федорончук.*

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 25 VIII 1987 г.

---

[2] О структуре и содержании видовых характеристик достаточно пространно говорилось в рецензиях на 1-й и 2-й тома «Ареалов».

# ХРОНИКА

УДК 006.3 : 539.22 : 581.9

## МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ПО СТРУКТУРЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

## (14—18 VII 1987, Утрехт, Нидерланды)

N. V. MATVEYEVA. THE INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON VEGETATION STRUCTURE (14—18 VII 1987, UTRECHT, THE NETHERLANDS)

В июле 1987 г. в Нидерландах состоялся Международный симпозиум по структуре растительности, подготовленный отделом экологии растительности университета г. Утрехт (председатель Оргкомитета проф. М. Вергер). Симпозиум был посвящен выдающемуся западноевропейскому фитоценологу проф. Я. Баркману как признание его большого вклада в изучение структуры растительности.

В работе симпозиума приняло участие 110 человек из 21 страны (в том числе 37 из Нидерландов).

В течение четырех дней состоялось 8 заседаний шести секций, на которых заслушано 36 докладов. На двух вечерних сессиях было обсуждено еще около 60 докладов. Рассмотрены многие аспекты структуры растительности в различных биомах земного шара, проблемы популяционной экологии, связи структуры с видовым разнообразием и составом жизненных форм, влияние загрязнения атмосферы, в частности кислых осадков, на структуру и динамику сообществ.

На секции «Травоядные животные и структура растительности» в четырех докладах было рассмотрено влияние крупных млекопитающих и птиц на растительность на трех континентах: в африканской саванне, затопляемой пампе в Южной Америке, прериях и арктических тундрах Северной Америки. Упор в докладах был сделан не на прикладное значение проведенных исследований, а на оценку взаимодействия животных и растительности в эволюционном аспекте, роли животного компонента в архитектуре растительности. По наблюдениям **O. E. Sala** (Аргентина), выпас крупных травоядных животных оказывает большое влияние на структуру и флористический состав затопляемой пампы. Под влиянием выпаса в травостое изменяется световой режим в сторону увеличения у основания растений доли красных лучей, что влияет на скорость побегообразования, длину побегов и прорастание семян.

В докладе **J. K. Delting** (США) была рассмотрена роль разных групп животных в динамике американских прерий. В историческом аспекте наибольшие изменения происходили под влиянием мелких колониальных грызунов — сусликов — и крупных мигрирующих копытных — бизонов. Активное стравливание начинается сусликами, которые быстро размножаются, занимают все подходящие биотопы. На таких участках надземная фитомасса составляет около 1/3 фитомассы окружающих (вне зоны активности сусликов) сообществ. В результате злаки, преобладавшие в травостое, заменяются двудольным разнотравьем и полукустарничками. С этого времени возрастает доля других животных, участвующих в утилизации растительности. Бизоны предпочитали травы граминоидного облика, в то время как антилопы отчетливо тяготели к сообществам с доминированием полыней. В подземной части одновременно усиливается деятельность нематод, поедающих корни. Сукцессии в растительном покрове прямо связаны со сменами в составе и структуре травоядного животного населения.

Основная идея доклада **S. J. Naughton** (США) состоит в том, что крупные млекопитающие в Африке оказывают такое сильное и постоянное прямое, косвенное и смешанное влияние на растительность экосистем, что их невозможно рассматривать лишь как производное климатических и геоморфологических факторов. Очевидно, что трофические связи — это один из важнейших факторов регуляции экосистем. Воздействие животных на растительный покров проявляется в очень широком диапазоне. Африканские природные сообщества — прекрасный и очевидный пример того, как физическая среда определяет границы, в пределах которых функционирует экосистема, и как биотическая эволюция в рамках этих ограничений приводит к сбалансированной системе в пределах трофической сети.

Доклад **R. L. Jefferies** (Канада) переносит нас в канадскую Арктику. Предмет исследования — взаимоотношение между популяцией белого гуся и растительностью прибрежных маршей. Деятельность травоядных птиц вносит существенные изменения в интенсивность обмена питательными веществами. Чтобы высвобождались питательные вещества (в доступной форме), способствующие повышению биологической продуктивности, необходимо нарушение естественного состояния системы. Животные и обеспечивают (в виде экскрементов) высвобождение доступных растворимых веществ, которые накапливаются на поверхности грунта и интенсифицируют процессы разложения и обмена, происходящие в глубоких горизонтах. Интенсивное летнее отторжение надземной массы — необходимый фактор поддержания некоторых ныне существующих растительных типов в Арктике. Эта сторона взаимодействия между растительностью маршей и колониями гусей рассматривается как положительная. Но в поисках корма гуси в массе выдергивают корни и корневища. Если масштабы нарушений велики, то начинаются эрозионные процессы, которые ведут к деградации покрова. Локальные угасания популяций растений и уничтожение сообществ входят составной частью в долговременный процесс формирования арктической прибрежной растительности.

Из настенных докладов по теме данной секции заслуживает внимания сообщение **V. K. Brown, A. C. Gange** и **C. W. D. Gibson** (Великобритания), которые на основании экспериментальных исследований по регуляции численности насекомых путем применения химических веществ пришли к заключению, что в изученных сообществах растительный покров в целом, состав и структура его надземной части находятся под сильным воздействием насекомых, которые оказывают (и оказывали в эволюционном плане) влияние на скорости и направления сукцессий в растительном покрове.

Все доклады этой секции объединяет генеральная идея: в развитии растительного покрова роль животного компонента не должна сбрасываться со счетов, она зачастую не менее важна, чем абиотические факторы и внутренние законы развития самой растительности. Причем это справедливо для растительного покрова всех природных экосистем в целом, а не только в местах, которые визуально выделяются как явные зоогенные биотопы.

На заседании секции «Структура растительности в связи с процессами продуктивности и разложения» заслушано 6 докладов. Географический диапазон исследований был также очень широк: от широколиственных лесов Новой Зеландии, африканской саванны до тундр Аляски. Общим было то, что во всех докладах прослеживалась связь физиологических процессов (углеродного обмена, накопления фитомассы, дыхания, фотосинтеза) с пространственной структурой растительных сообществ, спектром жизненных форм растений их составляющих. В докладе **E. O. Box** (США) была предложена модель динамики углерода в наземных экосистемах, состоящая из системы моделей относительно простых процессов (продуцирования, дыхания, соотношения облиствения/дефолиации, отторжения фитомассы и разложения) с учетом сезонной динамики этих процессов. Процессы, имеющие сезонный ритм, зависят от характера протекания фенологического развития; качество фитомассы, которое связано с составом видов и жизненных форм, определяет более общий характер углеродного обмена.

Изменения в углеродных циклах были прослежены **K. Yoda** и **H. Kawaguchi** (Япония) в широколиственных лесах на различных стадиях зарастания (от начала вырубки до зрелых лесов 100-летнего возраста). Сделан вывод, что для восстановления нормального углеродного цикла в широколиственных листопадных лесах требуется свыше 150 лет. Более частые рубки ведут к снижению накопления углерода, что изменяет направление основной сукцессии.

В докладе **B. M. Campbell** с соавторами (Зимбабве) была рассмотрена зависимость циклов питания от мелкой мозаики растительности в лесных сообществах. Из-за неравномерного распределения основных древесных пород-доминантов наблюдаются пространственные различия в фенологии: опадании листвы, цветении, образовании стручков. Разные качество и количество стручков также усиливают мозаику в подстилке и почве. По сравнению с густыми лесами в разреженных меньше поступление питательных веществ в почву, меньше их общий запас, ниже скорость минерализации и в целом ниже запас биомассы. Важнейшим фактором, влияющим на циклы минерального питания, оказалось количество продуцируемых стручков разными породами, поскольку стручки слабо разлагаются и их питательная ценность в цикле невелика.

Интересный вывод был сделан в докладе **F. Bongers** и **J. Pompa** (Нидерланды), которые занимались проблемой восстановления растительности в «окнах» древостоя в тропическом лесу в Мексике. Экспериментальные работы по выращиванию ряда видов в «окнах» леса разного размера показали различную их реакцию на характер освещенности в лесу, чем, по мнению авторов, и можно объяснять мозаику их распределения в естественных древостоях.

**G. R. Shaver** и **F. S. Chapin** (США), работая в тундрах Аляски, поставили перед собой задачу выявить, как отражается состав жизненных форм различных арктических сообществ в общем цикле обмена питательных веществ, для чего провели соответствующие исследования в четырех типах сообществ (зарослях кустарников, кустарничково-лишайниковой пустоши, сыром осочнике и в осоковом кочкарнике с листопадными и вечнозелеными кустарниками). Оказалось, что различия в отдельных показателях продуктивности и биомассы в этих контрастных по набору жизненных форм сообществах составляют от 5 до 12 раз. Но в то же время различия общего круговорота веществ между разными сообществами оказались очень слабыми из-за своего рода компенсационного эффекта. Во всех сообществах большую часть биомассы дают стебли и эти показатели наиболее сходны, они-то и перекрывают значительное варьирование показателей круговорота в листьях.

В шести докладах секции «Адаптивные свойства растений и структуры растительности» (наиболее гетерогенной по содержанию) в общем плане рассматривались различные морфологические и физиологические особенности растений, позволяющие им существовать в разнообразных (по самым различным ее свойствам) условиях среды. Не останавливаясь на всех докладах, отметим сообщение **J. Grace** (Великобритания) о функциональном значении низкорослости растений высокогорной растительности, в котором были приведены данные о высокой аэродинамической устойчивости низкорослых растений выше границы леса, а также о том, что температура меристемы низких растений хорошо коррелирует с радиационным потоком (в противоположность деревьям, чья аэродинамическая резистентность ниже, а температура меристем коррелирует с температурой воздуха). Автор делает вывод, что высота растений определяет равновесие между климатом и эндоклиматом, а низкорослость обеспечивает благоприятный эндоклимат растений в условиях холодного климата.

На заседаниях секции «Перехватывающие свойства растительной структуры» обсуждались вопросы, каким образом различные по своей структуре растения и растительные сообщества реагируют на загрязнение атмосферы. Доклад **B. L. B. Wiman** (Швеция) был посвящен проблеме улавливания аэрозолей лесными сообществами. Было продемонстрировано, что леса и лесные ландшафты — основные контролеры этого процесса благодаря тому, что они влияют на направление воздушных потоков и турбулентность и определяют горизонтальную и вертикальную динамику перемещения аэрозолей.

**V. Glavac** (ФРГ) представил результаты исследований воздействия загрязнения атмосферы на березовые леса. Показано накопление тяжелых металлов в почве и отмечено заметное изменение в составе видов под крупными старыми березами, которые являются проводниками потоков загрязненной воды во время дождей. В докладе **G. W. Heil** (Нидерланды) и **D. Fowler** (Великобритания) обсуждалась проблема накопления загрязняющих атмосферу веществ луговой растительностью. Доминируют представления, что улавливающие свойства луговой растительности гораздо ниже, чем древесной. В докладе было продемонстрировано, что содержание $SO_4^{2-}$ во время максимального накопления биомассы на лугах составляет примерно 500 % от запасов этого вещества на участках, лишенных растительности. Это тот же порядок цифр, который известен для лесов. **J. Lee** (Великобритания) показал, что болотные растения, в частности сфагновые мхи, участвуют в перехватывании и накоплении сульфатов и хлоридов.

Два заседания были отданы секции «Сообщества и гильдии и структура растительности», где основное внимание было уделено проблеме и причинам видового разнообразия в различных типах растительности, причинам разного видового богатства и разнообразия «гильдий» на разных уровнях организации живого покрова.

Первое заседание этой секции открыл голландский фитоценолог, ныне живущий и работающий в Швеции, **E. van der Maarel**, который посвятил свой доклад теории разнообразия растительных сообществ и мерам ее оценки. По мнению докладчика, высказано много теоретических соображений о понятии разнообразия растительности и предложены различные способы ее измерения, но, к сожалению, нельзя сказать, что есть существенный прогресс в экологической обоснованности избираемых мер и получении связного набора параметров разнообразия. Не существует и системы понятий, в которой давались бы относительно твердые и точные определения. Целью доклада и была попытка прояснить некоторые вопросы. Первая из характеристик, относящихся к понятию разнообразия, есть единица площади растения или средний минимум площади ареала, необходимый для того, чтобы был представлен один вид. Вторая характеристика — профиль доминирования, отражающий ранжированный ряд относительной важности видов, ее обычно называют выравненностью (evenness или equitability); больший интерес представляет отклонение от выравненности. Этот показатель обычно выражается в виде кривой доминирования — разнообразия. Третья характеристика — видовое богатство. Эта мера должна быть независимой от площади. Для большинства сообществ кривая зависимости число видов/логарифм площади позволяет оценить $\alpha$-разнообразие (индекс) как независимую меру. При сравнительных исследованиях, основанных на одинаковых площадках, может быть использован показатель плотности при условии, что одинаков размер площади вида.

Очень близким по теме к данному докладу было сообщение **L. F. M. Fresco** (Нидерланды) «Прогнозирование видового богатства». В литературе связи между богатством видов и главными переменными (зрелость, нарушенность сообществ, доминирование, продуктивность, гетерогенность среды и т. д.)

представлены как унифицированные концепции или генерализации. Локальные взаимодействия между двумя или более такими переменными могут усилить или ослабить взаимодействия или сделать их совершенно неразличимыми. Относительная значимость (вес) этих переменных может быть оценена только с помощью суммарных моделей. Наиболее важные переменные, которые необходимо принимать во внимание, чтобы предсказать богатство видов, следующие: 1) условия среды, выраженные как количество «стресса» по отношению к богатству видов; 2) время, прошедшее с момента последнего нарушения («возраст»); 3) количество внешней непредсказуемости («активное нарушение»); 4) стадия в сукцессионной серии («зрелость»); 5) количество внутренней непредсказуемости (предсказанная непредсказуемость). Для каждого района могут быть измерены или соответственно вычислены следующие параметры: 1) $\alpha$ — число видов на единицу площади с гомогенным растительным покровом и соответственно среды; 2) $\beta$ — гетерогенность среды или растительности, или число нуль-связанных растительных типов в районе; 3) $\gamma$ — число видов в районе. ($\alpha \times \beta = \gamma$).

Видовое богатство однолетников и характер их сосуществования в растительных сообществах Средиземноморья были рассмотрены в докладе **A. S. Shmida** (Израиль). Продемонстрирована высокая концентрация видов на небольших площадях в различных сообществах (открытых матторалях, фриганах, баттах и пастбищах). Если в сомкнутых матторалях однолетних видов нет, то в перечисленных типах сообществ их число на 1 м$^2$ равно около 33, а на площади 1000 м$^2$ — в среднем 86, что составляет 56 % всего видового разнообразия. Интересны различия в распределении однолетников и многолетников: число первых очень высоко на площадях до 10$^4$ м$^2$ и резко падает на бо́льших площадях, число же многолетников на площадях от 10$^2$ к 10$^8$ м$^2$ возрастает постепенно. Иными словами, в масштабе сообществ доминируют однолетники, в большем масштабе (во флоре) — многолетники. Очень высокий процент однолетников — следствие современной «взрывной» фазы адаптации к деятельности человека в этом чрезмерно эксплуатируемом регионе.

**T. Givnish** (США) представил доклад «Формы роста растений, временная структура сообществ и видовое богатство лесных трав в штате Вирджиния Пьедемонт». Было прослежено, какое воздействие оказывает различное фенологическое состояние листвы деревьев на развитие трав в приземном покрове в нескольких типах лесов с различным увлажнением почвы, поскольку известно, что травяной покров широколиственных лесов сильно варьирует в зависимости от сезонных фаз фотосинтетической активности листвы деревьев.

**R. K. Peet** (США), один из организаторов симпозиума, доложил о результатах изучения видового разнообразия, состава «гильдий» при вторичных лесных сукцессиях в Северной Каролине. Было выявлено 5 основных тенденций: 1) среднее видовое богатство (число видов на 0.1 га) относительно постоянно в течение сукцессии, что противоречит высказанным раньше мнениям об увеличении или уменьшении числа видов в процессе сукцессий; 2) видовое богатство сильно коррелирует с pH почвы и доступностью катионов как в климаксовой, так и на промежуточных стадиях, что также противоречит распространенному мнению о том, что разнообразие падает при увеличении плодородия почвы; 3) $\beta$-разнообразие возрастает в течение сукцессии, а средний объем ниши вида уменьшается; 4) перечисленные тенденции указывают на торможение или перемену направления сукцессии в сукцессионно продвинутых сообществах, переходных к климаксовым, что, возможно, является прямым следствием уменьшения интенсивности конкуренции в связи с выпадом доминантов древостоя; 5) структура «гильдий», вероятно, более тесно связана с почвенными характеристиками, чем со стадией сукцессий. Три последние тенденции, по-видимому, действительно общие для всех лесных экосистем.

Интерес представил настенный доклад **J. Walker, R. K. Peet** и **C. Norquist** (США), близкий к предыдущим по теме «Структура гильдий и разнообразие видов богатых саванн: значение масштаба». Авторы задались целью ответить на вопрос, существует ли твердый порядок в структуре и разнообразии «гильдий» в сообществах саванны при разных масштабах изучения, от мелких площадок в пределах сообществ до всего района прибрежной равнины. Исследуемый тип, по мнению авторов, — один из самых богатых видами на малых площадях: до 40 видов цветковых растений на 1 м$^2$, известных из Северного полушария. Состав «гильдий» (например, крупные злаки, мелкие граминоиды, розеточные травы, стеблевые травы, папоротники и полупаразиты) был получен из списков как для больших территорий, так и из данных о встречаемости видов на малых площадках. Результаты этого исследования — относительное распределение видов по гильдиям было постоянным по всему географическому диапазону саванн. При увеличении масштаба уменьшается относительная важность обычных «гильдий», в то время как доля групп редких видов возрастает.

**D. Glenn-Lewin** и **J. VerHoeff** (США) сделали доклад на тему «Масштаб неоднородности, мозаичность и видовое разнообразие травянистых сообществ». Авторы исследовали структуру различных типов прерий и травянистых сообществ на горных выходах. Был применен многофакторный анализ, чтобы выявить имеющиеся группы (скопления) видов и их масштаб. Известно положение о том, что разнообразие сообщества отражает мозаику микроусловий и микронарушений среды. Если набор растений в каждом типе микробиотопа сходен, то можно проанализировать разнообразие сообщества путем вычленения этих групп видов и установления их размерности. Разнообразие песчаных степных сообществ (их структурированность) наиболее низкое при очень высоком видовом богатстве. Это — тонко структурированные сообщества, в которых относительно большое число видов «упаковано» в маленькие пятна-скопления, но число типов последних низкое. Сухие прерии на склонах холмов и сообщества на выходах базальтов имеют высокое разнообразие (т. е. гетерогенный покров), но низкое видовое богатство. Эти сообщества грубо структурированы, и их разнообразие есть следствие большого числа пятен-скоплений, каждое из которых слагается немногими и резко различными по форме роста видами, как например на выходах базальтов: пятна накипных лишайников на поверхности камней, цветковые растения в трещинах, скопление мхов и листоватых лишайников, заполняющие мелкие депрессии.

Проблеме ассоциирования видов в травяном покрове австралийских эвкалиптовых лесов был посвящен доклад **M. P. Austin** и **A. O. Nicholls** (Австралия). Классическая концепция сообщества предполагает гомогенность состава растительности. Используя различные методы (прямая ординация, генерализованные линейные модели), авторы проверили гипотезы ассоциированности видов. Они пришли к заключению, что, прежде чем делать выводы о конкурентных отношениях и видовой ассоциированности в пределах субъективно выделяемых сообществ, необходимо установить зависимости варьирования состава растений от факторов среды и нарушений покрова.

На заседании секции «Структура растительности, популяционная динамика и динамика систем» было заслушано 7 докладов, в которых рассматривались как конкретные сукцессии на различных субстратах и в различных типах местообитания, так и теоретические аспекты динамики растительных систем. Экспериментальным исследованиям аллогенных сукцессий растительности маршей в канадской провинции Манитоба был посвящен доклад **A. G. van der Valk** (Нидерланды). **R. A. Wright** (Канада) и **D. Mueller Dombois** (США) сообщили результаты наблюдений за сукцессиями на вулканических пеплах известного возраста на Гавайских островах. Изучение популяционной динамики лесных трав в листопадных лесах Мериленда на экспериментальных площадках долголетних исследований было предметом доклада **D. F. Whigham, J. O. Neil** и **D. Higman** (США). Несмотря на видимые годичные флуктуации в плотности видов и их репродуктивной активности под воздействием различных факторов (уничтожение крон, поедание животными), состав и структура травостоя оставались стабильными в течение 10 лет.

Динамика нарастания ветвей в пологе молодых сообществ шотландской сосны была изложена в докладе финского ботаника **S. L. Kellomaki**.

В докладе **Н. В. Матвеевой** (СССР) «Горизонтальная структура тундровых сообществ» рассмотрены 5 основных типов горизонтальной структуры тундровых сообществ (гомогенный, спорадично пятнистый, узловой, нерегулярно мозаичный и регулярно-циклический), абиотические и биотические причины их формирования, приуроченность к различным подзонам, связи с положением сообщества в сукцессионном ряду. Интересным оказалось то, что наиболее сложные по структуре зональные сообщества таймырских тундр — самые богатые по числу видов; на пробных площадях 100 м$^2$ отмечено более 140 видов, что намного выше, чем в самых богатых травяных сообществах Средиземноморья и североамериканских прерий (причем даже число цветковых растений примерно того же порядка — 49).

Доклад **J. G. Prentice** (Швеция) и **R. Leemans** (Нидерланды) назывался «Лес как динамическая система». Авторы представили имитационную модель, которая относится к наиболее успешным моделям класса семейства Jabowa-Foret («моделей дыр»). Модель была испробована на описании состава и динамики шведских лесов. Авторы полагают, что сейчас имеется хорошо проверенная теория лесной динамики. Ключ к этой теории лежит в признании взаимодействия между уровнями организации организмов и сообществ.

Теоретические аспекты динамики растительности были рассмотрены в докладе **J. Noble** и **A. D. Moore** (Австралия). Структура растительности общепризнанно является чувствительным индикатором динамических отношений между растительностью и средой.

В последнее время было разработано 2 различных подхода к описанию и моделированию динамики растительности. Один подход подчеркивает роль немногих факторов в изменении растительности. Таковы представления о стратегиях видов Grime, гипотеза соотношения ресурсов Tilman, модель жизненных признаков Noble и Slatyer. Эти модели имеют дело с популяцией как с единицей растительности и важнейшим «инструментом» всех изменений. В противоположность этим представлениям группа моделей, основанная на отдельных особях растений, оказалась удачной при описании лесов и лесной динамики. В первых моделях сложность системы упрощалась путем объединения видов в «функциональные группы». Эти группы обычно несут структурную информацию, но поскольку они основаны на популяциях, то трудно вводить нужные показатели структурных изменений в модели. Во второй группе моделей требуется слишком детальная информация для получения генерализованных обобщений. Докладчики представили модель динамики, которой эти 2 подхода были объединены.

На заключительном заседании **J. J. Barkman** (Нидерланды) прочел лекцию на тему «Некоторые размышления по поводу архитектуры растительности и ее экологического смысла». Barkman — один из крупнейших нидерландских фитоценологов старшего поколения, ученый с мировым именем. Он известен как специалист в области экологии, как фитоценолог, занимающийся вопросами классификации и структуры растительности, один из авторов «Кодекса фитосоциологической номенклатуры». В последнее время Barkman много внимания уделяет проблеме создания классификации на признаках не флористического состава, а текстуры сообществ (количественный и качественный состав различных морфологических элементов сообщества подробнее см.: Barkman, 1979). В докладе на симпозиуме Barkman на очень простых примерах двух видов дубов — *Quercus robur* и *Q. rubra* — с различными признаками текстуры (форма кроны, размеры листьев, их консистенция, конфигурация, угол прикрепления к стеблям, направление ветвей и др.) показал, какое это имеет экологическое значение при формировании фитогенной среды в сообществе (освещенность, пропускание осадков, химизм почвы) и как это влияет на состав и структуру всех остальных компонентов.

Симпозиум в целом показал, что в настоящее время во многих странах растет интерес к глубоким фундаментальным исследованиям сущности процессов, происходящих в природных системах, выявлению количественных характеристик этих процессов, созданию моделей, позволяющих прогнозировать изменение систем. В результате проводимых работ становится возможным обоснованно объяснять многие явления в растительном покрове, ранее описанные на качественном уровне на основании многочисленных экстенсивных исследований. На первый взгляд может показаться, что имеют место сужение интересов, переход от глобальных обобщений к выявлению частностей, но на самом деле это — следствие перехода на новый уровень более интенсивных и детальных исследований.

*Н. В. Матвеева.*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 I 1988.

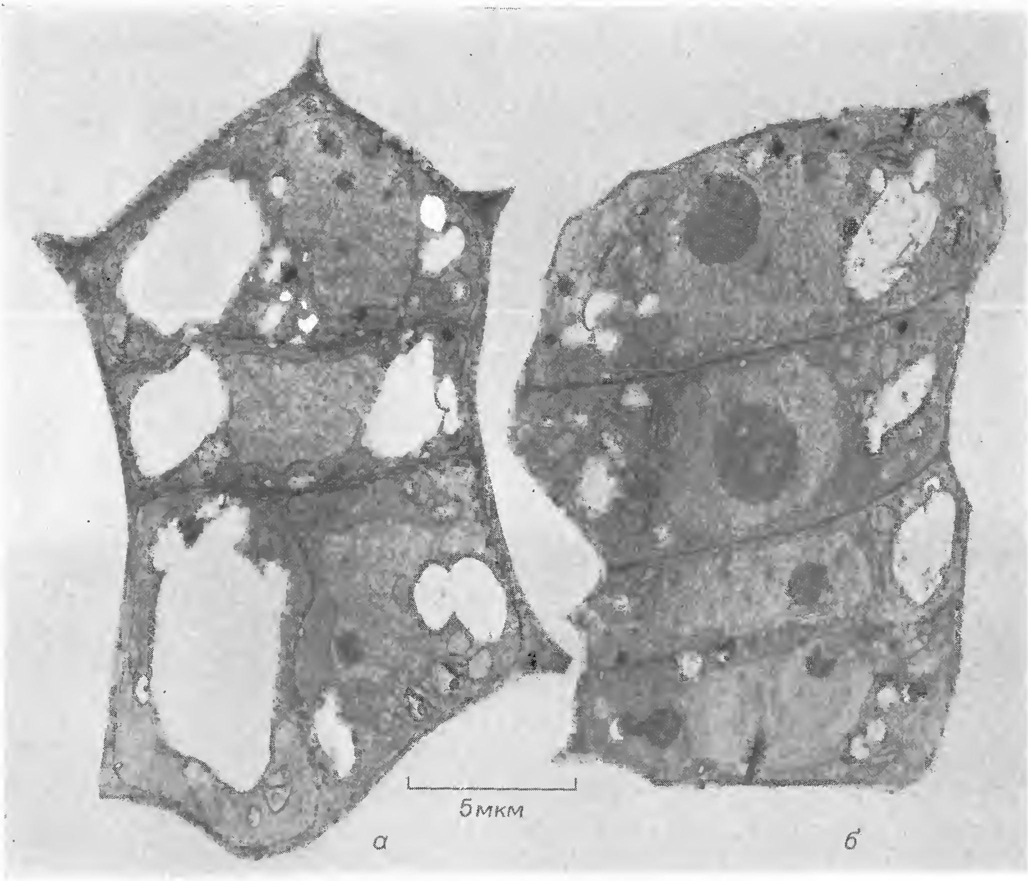


Таблица I. Ранняя стадия развития мелких жилок.

*а* — антиклинальное деление флоэмной инициали в ходе развития пучков открытого типа у *Dracocephalum thymiflorum*, *б* — периклинальное деление флоэмной инициали в ходе развития пучков закрытого типа *Senecio vernalis*. Ксилемная инициаль в обоих типах пучков делится периклинально.

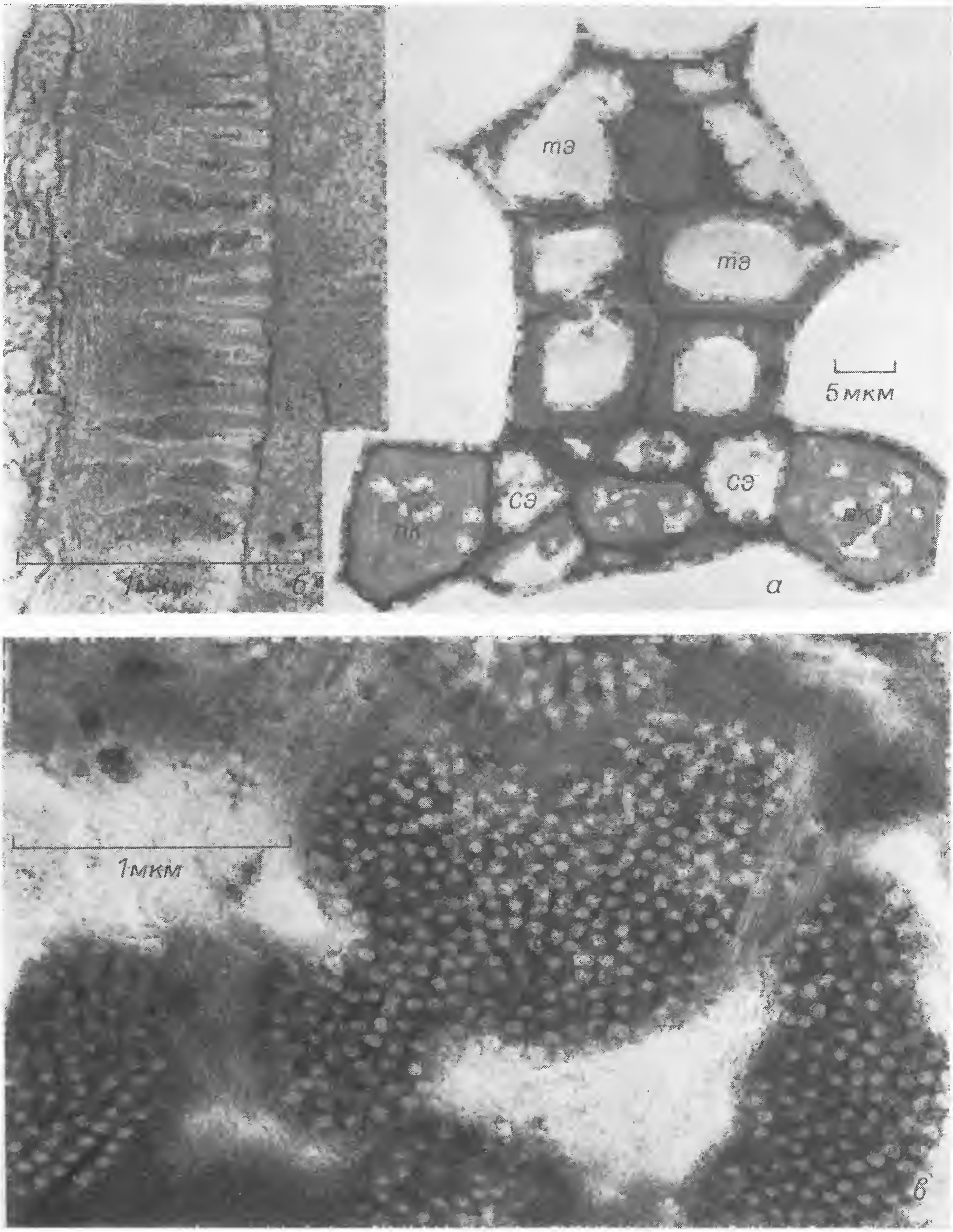


Таблица II. Промежуточные клетки в пучках открытого типа у *Fraxinus ornus*.

*а* — распределение клеток на поперечном срезе пучка; *б*, *в* — плазмодесменные поля оболочки (продольное и поперечное сечения плазмодесм). *пк* — промежуточная клетка, *сэ* — ситовидный элемент, *тэ* — трахеальный элемент.

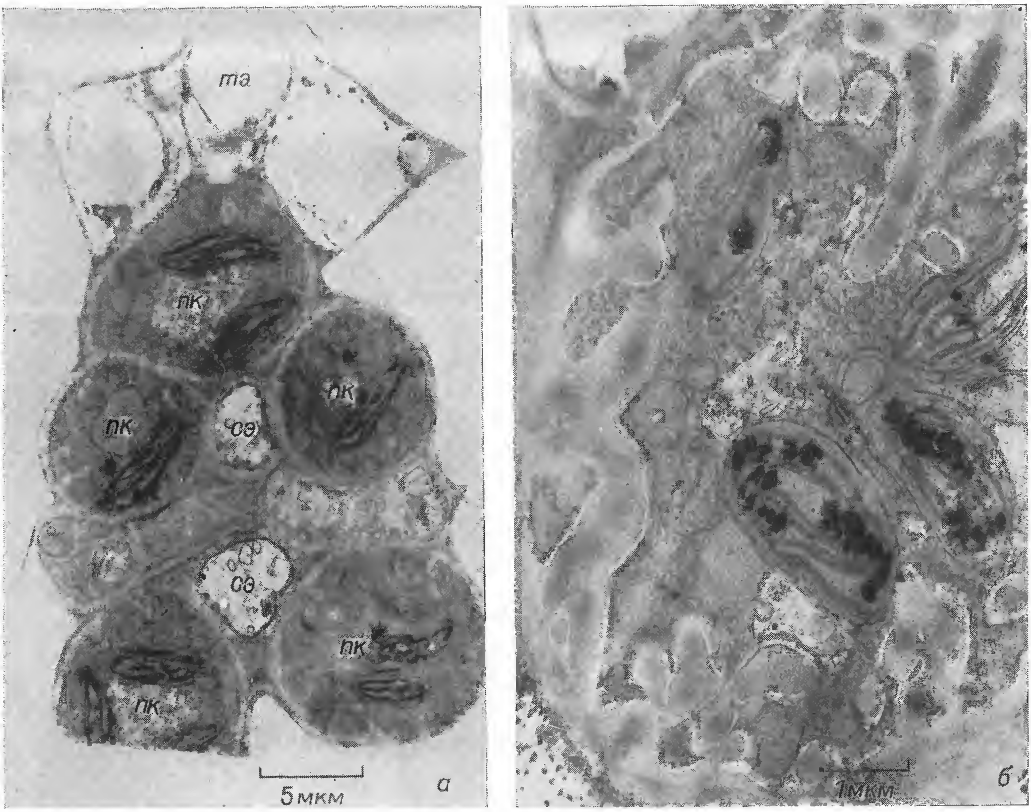


Таблица III. Промежуточные клетки в пучках закрытого типа.

*а* — распределение клеток на поперечном срезе пучка *Trifolium repens*, *б* — протуберанцы оболочки в промежуточных клетках *Astragalus monophylla*. Обозначения, как на табл. II.

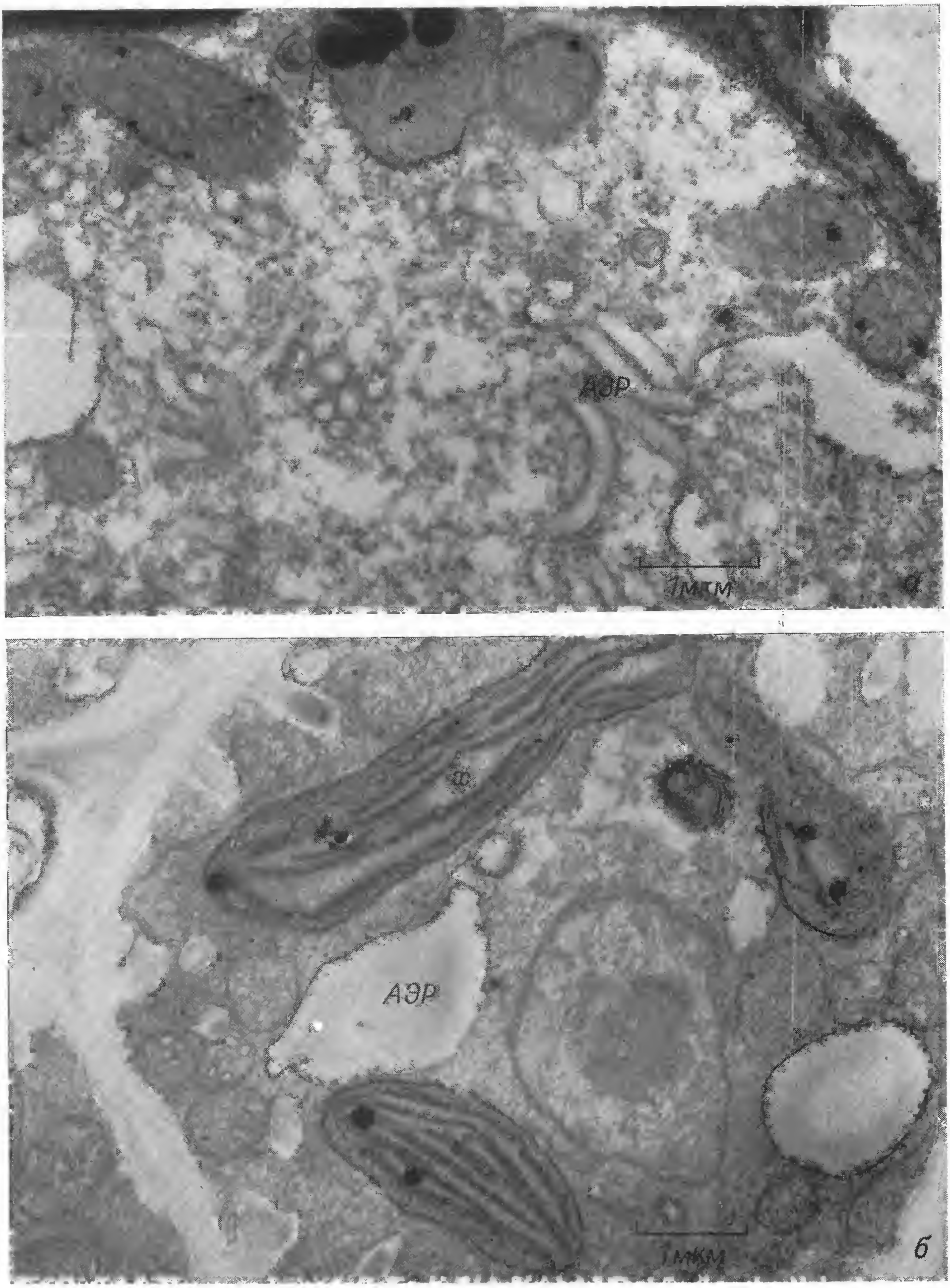


Таблица IV. Структура пластид и АЭР в промежуточных клетках.

*а* — лейкопласты (*л*) и трубчатый АЭР в клетках жилок открытого типа у *Combretum extensum*, *б* — хлоропласты (*х*) и полостной АЭР в клетках жилок закрытого типа у *Senecio vernalis*.

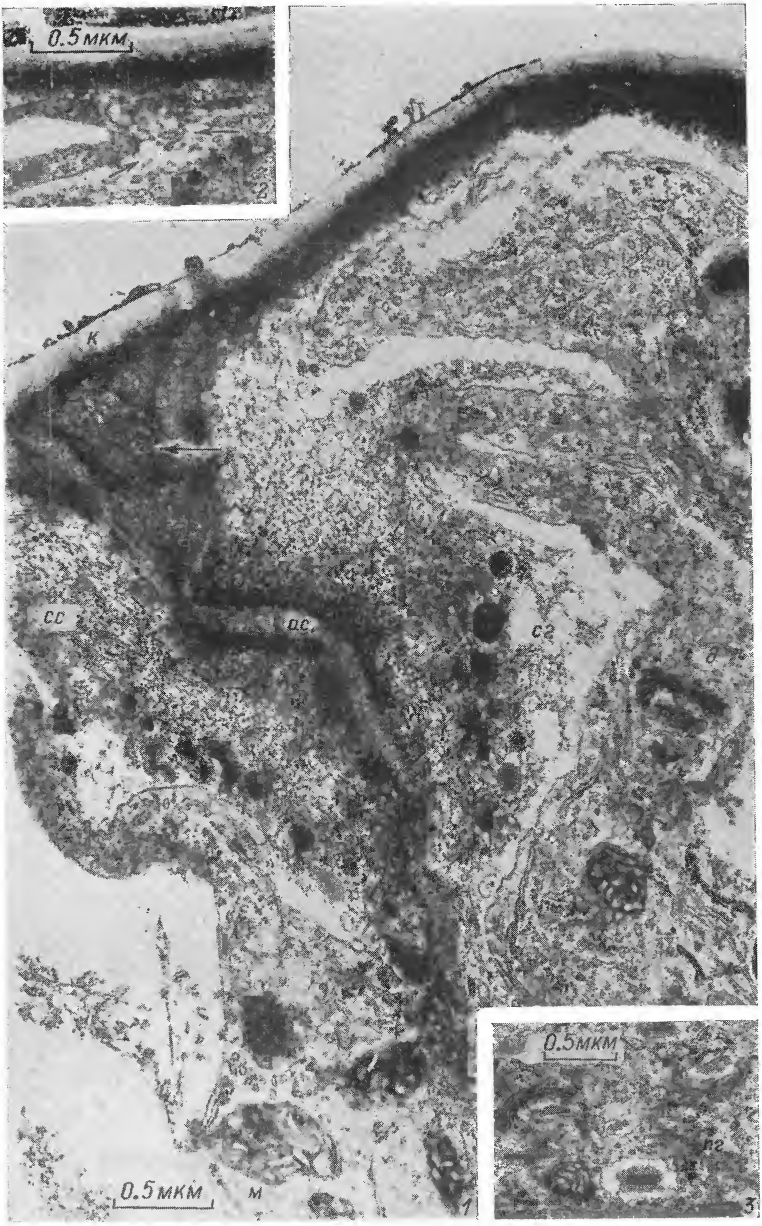


Таблица I.

*1* — фрагмент зрелой слизевой железки *Pinguicula vulgaris*. Слизистые валики в верхнем отделе антиклинальной стенки у соседних секреторных клеток. Вблизи плазмалеммы видны темные глобулы секрета. Стрелкой обозначено клиновидное пространство в месте расщепления антиклинальной стенки. *2* — мелкие включения в слизистом слое (*стрелки*), *3* — диктиосомы с крупными и мелкими пузырьками Гольджи. *ас* — антиклинальная стенка, *д* — диктиосома, *к* — кутикула, *м* — митохондрия, *пг* — пузырек Гольджи, *сг* — секреторная глобула, *сс* — слизистый слой.

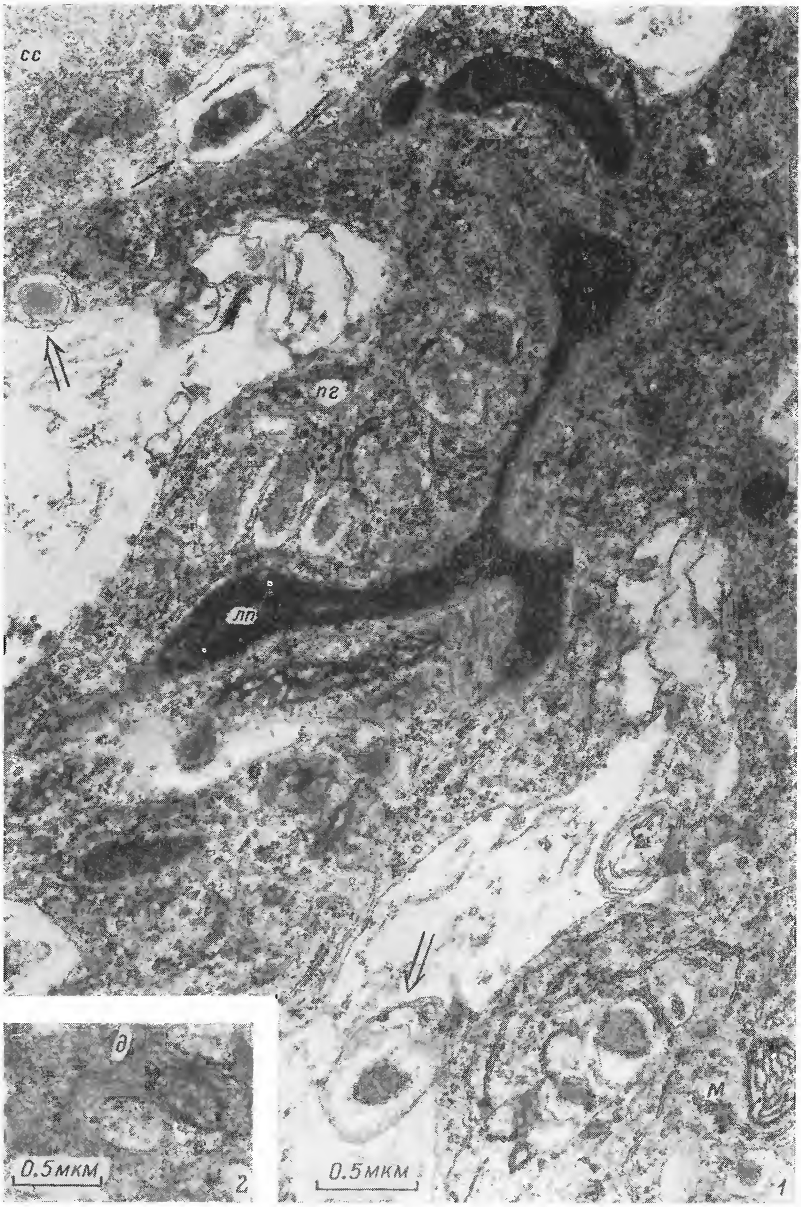


Таблица II.

*1* — экзоцитоз содержимого пузырьков Гольджи в слизистый слой (*стрелка*) и в вакуоли (*двойная стрелка*), *2* — неактивные диктиосомы через 5 сут после стимуляции. *лп* — лейкопласт; остальные обозначения, как на табл. I.

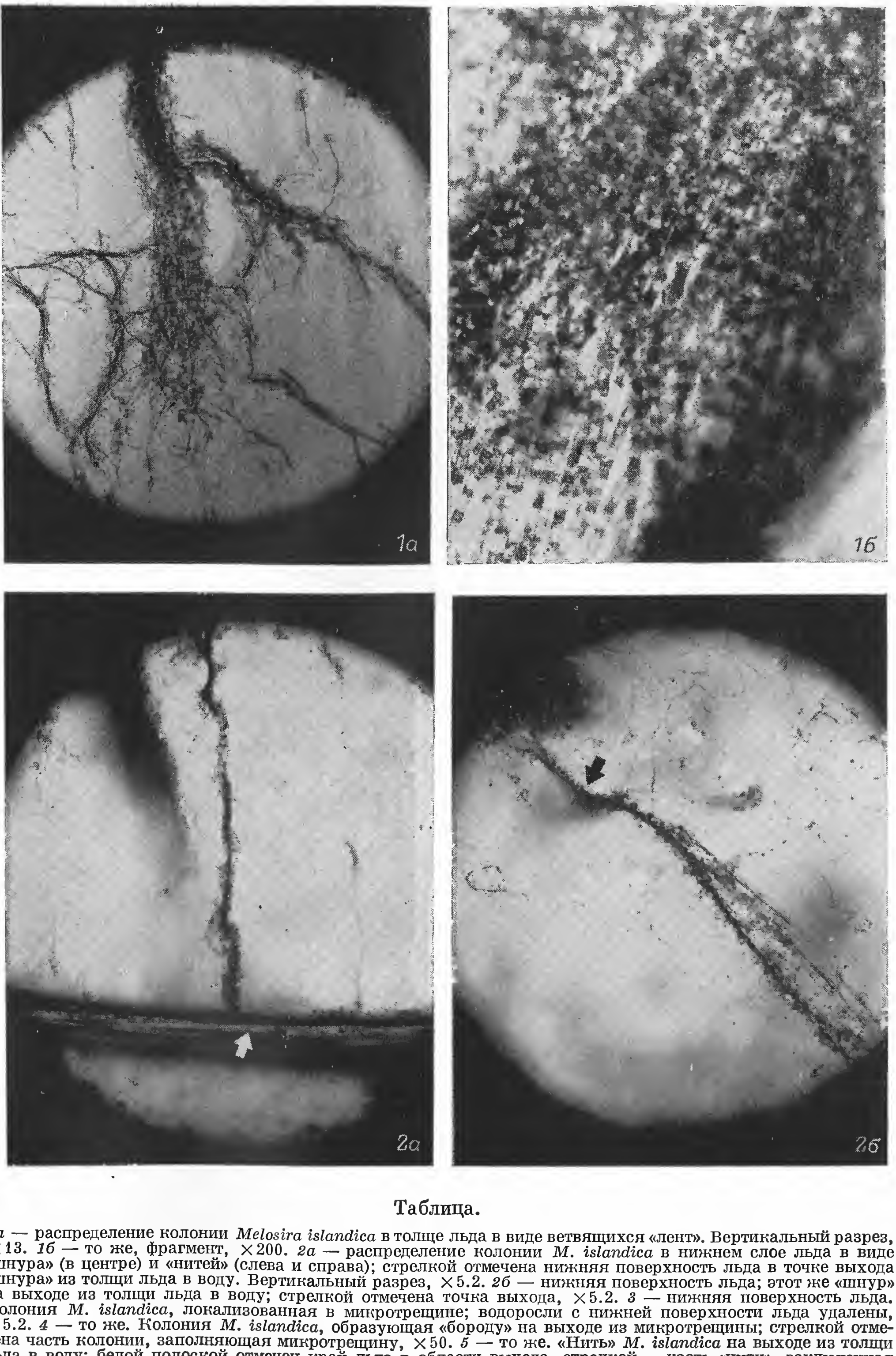
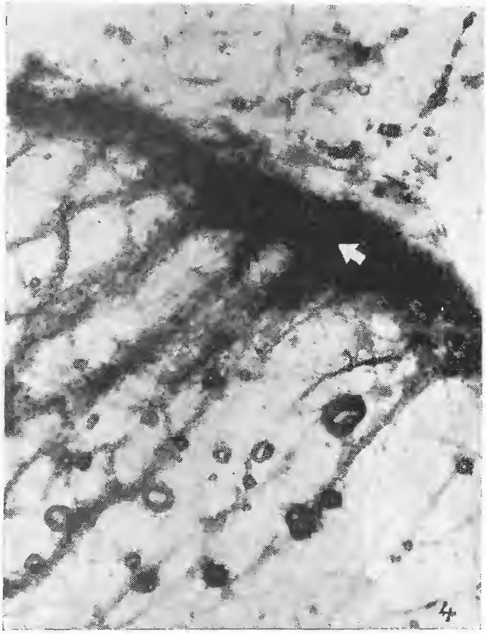


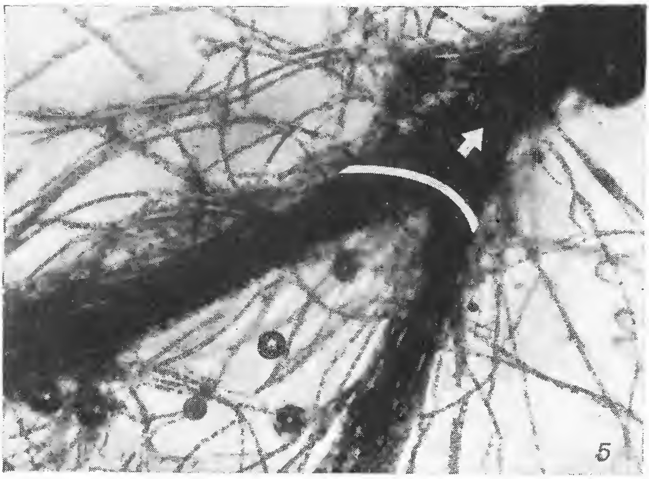
Таблица.

*1а* — распределение колонии *Melosira islandica* в толще льда в виде ветвящихся «лент». Вертикальный разрез, ×13. *1б* — то же, фрагмент, ×200. *2а* — распределение колонии *M. islandica* в нижнем слое льда в виде «шнура» (в центре) и «нитей» (слева и справа); стрелкой отмечена нижняя поверхность льда в точке выхода «шнура» из толщи льда в воду. Вертикальный разрез, ×5.2. *2б* — нижняя поверхность льда; этот же «шнур» на выходе из толщи льда в воду; стрелкой отмечена точка выхода, ×5.2. *3* — нижняя поверхность льда. Колония *M. islandica*, локализованная в микротрещине; водоросли с нижней поверхности льда удалены, ×5.2. *4* — то же. Колония *M. islandica*, образующая «бороду» на выходе из микротрещины; стрелкой отмечена часть колонии, заполняющая микротрещину, ×50. *5* — то же. «Нить» *M. islandica* на выходе из толщи льда в воду; белой полоской отмечен край льда в области выхода, стрелкой — часть «нити», заключенная внутри льда, ×80.

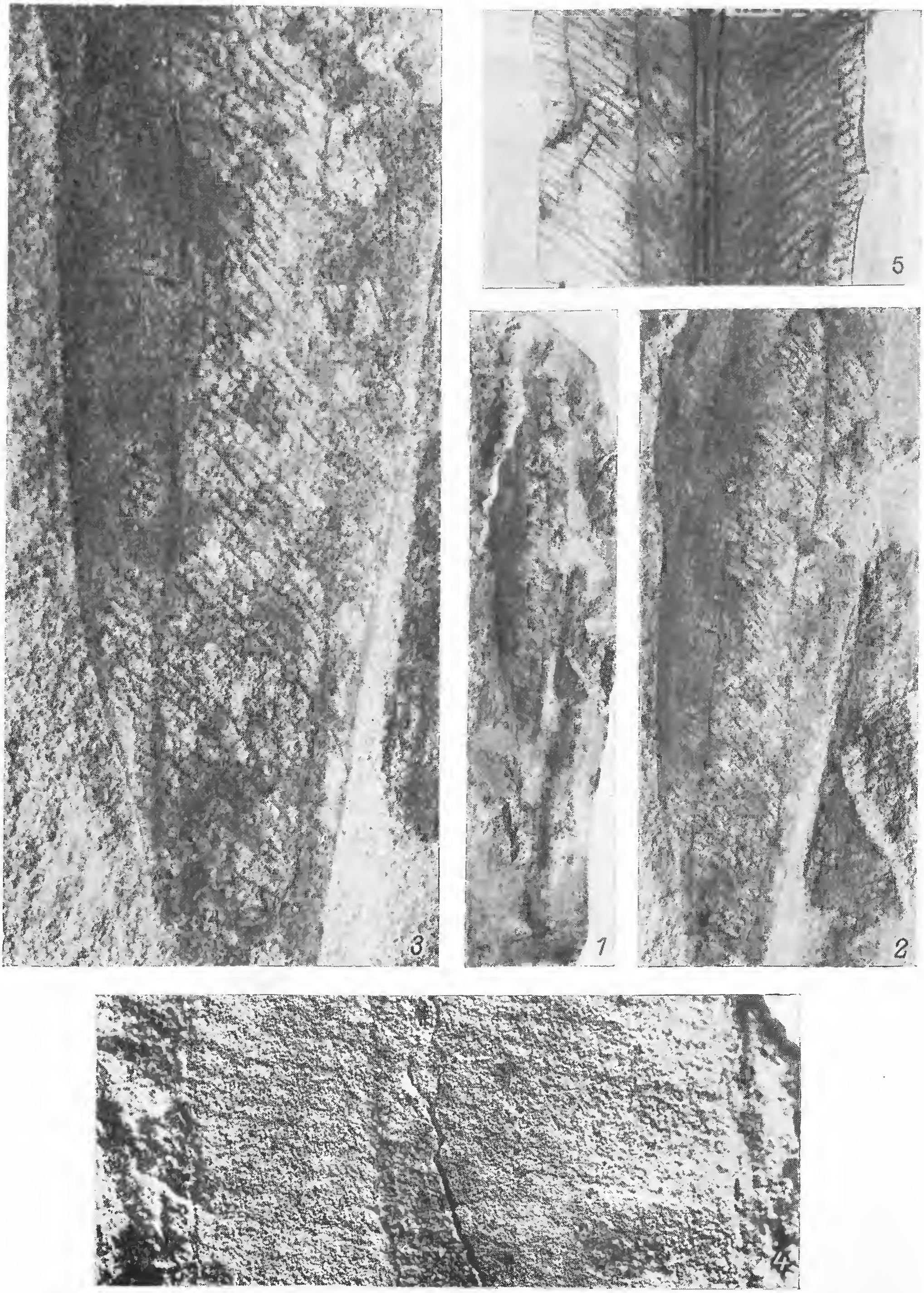
3



4



5



*Aponogeton zhilinii* (*1—4*), *A. elongatus* (*5*).

*1* — голотип, отп. 401; *2* — то же, ×3; *3* — то же, ×6; *4* — отп. 60, ×6; *5* — лист современного вида (Австралия), ×6.

# CONTENTS

Page

**Gamaley Yu. V.** The structural and functional evolution of leaf minor veins . . . . . . 1513
**Muravnik L. E.** The slime gland ultrastructure in *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) in the course of their development and function . . . . . . . . . . . . . . . . 1523

COMMUNICATIONS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1536

**Nikitin V. V.** On typification of *Viola montana* (*Violaceae*) . . . . . . . . . . . . 1536
**Zhukova P. G.** On karyotype of the arctic race of *Eritrichium sericeum* (*Boraginaceae*) 1542
**Yuriev D. N., Lebedev Yu. M.** The development of ice periphyton of the Amur river under different light conditions . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1546
**Budajeva S. E.** Epigeic and epiphytic lichens of the south of Buryatia. . . . . . . . . 1551
**Guendels T. V.** Some features of leaf morphogenesis in dicotyledons . . . . . . . . . 1554
**Karpukhina E. A.** Flora of the middle part of the Nyudy-Adlyur-Epoko river basin (the North-West of the Tazovsky peninsula) . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1559
**Veretennikov S. S., Kupriyanov N. V.** Pine forests of the northern part of the Khabarovsk territory (the Yudomo-Maiskoye upland) . . . . . . . . . . . . . . . . 1566
**Blagoveshchensky V. V.** Communities of *Nardus stricta* (*Poaceae*) from the Middle Volga region on the southern limit of their distribution . . . . . . . . . . . . . . . . 1572
**Tvorogov V. A.** The spontaneous revegetation of disturbed tundra areas in the region of the Yamburg gas-condensate deposit (the Tazovsky peninsula) . . . . . . . . . . . 1577
**Turubanova L. P., Mirkin B. M.** On successions of the *Phalaroides arundinacea* (*Poaceae*) artificial communities in middle taiga . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1583
**Kostenko N. S.** Mapping of phytobenthos in aquatic region of the Karadagh State reservation of the Ukrainian Academy of Sciencies (the Black Sea) . . . . . . . . . 1590

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1597

**Pneva G. P.** A new Tertiary species of the genus *Aponogeton* (*Aponogetonaceae*) from Kazakhstan and Karakalpakiya . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1597
**Amekhin O. A.** A new taxon of the genus *Iris* (*Iridaceae*) . . . . . . . . . . . . . . 1599
**Nikiforova O. D.** On the systematics of *Alopecurus glaucus* s. l. (*Poaceae*) in Siberia 1600
**Pimenov M. G., Melibayev S.** A new species of the genus *Ferula* (*Apiaceae*) from the Alai mountain range . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1604
**Rayenko L. M.** A new species of the genus *Heliotropium* (*Boraginaceae*) from Turkmenia 1607
**Takhtajan A. L., Tamanjan K. G.** *Gousinia gabrieljaniae* (*Asteraceae*) — a new species from Armenia . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1609
**Yurtsev B. A.** Two new hybridogenous taxa of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) from the Northeastern Asia . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1612
**Levichev I. G.** New species of the genus *Gagea* (*Liliaceae*) from the Western part of Tien Shan . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1617

FLORISTIC FINDINGS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1624

**Solovjov A. N., Tarasova E. M.** New location of *Schivereckia podolica* (*Brassicaceae*) in Kirov region . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1624
**Osipov S. V.** Floristic findings in Amur-Udsk interfluve (the Amur region and the Khabarovsk territory of Russia) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1626

METHODS IN THE BOTANICAL RESEARCH . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1630

**Gedykh V. B.** Registration of cranberry abundance in rotation record area . . . . . . . 1630

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1634

**Stoyko S. M.** *W. Einhorn, H. Schiemenz, G. Schnurbusch, U. Wegener, H. Weinitschke.* The protection of nature and land tenure / Ed. by H. Weinitschke. 1987 1634
**Ivchenko I. S., Fedoronchuk N. M.** Areas of trees and shrubs of the USSR. Vol. 3. 1986 1637

CHRONICLE . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1641

**Matveyeva N. V.** The international symposium on vegetation structure (14—18 VII 1987, Utrekht, Netherlands) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1641

1 р. 90 к.

**Индекс 70056**

## СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

**Гамалей Ю. В.** Эволюция структуры и функций мелких жилок листа . . . . . . . . 1513
**Муравник Л. Е.** Ультраструктура слизевых железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в ходе их развития и функционирования . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1523

СООБЩЕНИЯ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1536

**Никитин В. В.** О типификации *Viola montana* (*Violaceae*) . . . . . . . . . . . . 1536
**Жукова Н. Г.** О кариотипе арктической расы *Eritrichium sericeum* (*Boraginaceae*) 1542
**Юрьев Д. Н., Лебедев Ю. М.** Развитие ледового перифитона р. Амур в связи со световым фактором . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1546
**Будаева С. Э.** Эпигейные и эпифитные лишайники юга Бурятии . . . . . . . . . 1551
**Гендельс Т. В.** Особенности морфогенеза листа двудольных . . . . . . . . . . . 1554
**Карпухина Е. А.** Флора средней части бассейна реки Нюды-Адлюр-Епоко (северо-запад Тазовского полуострова) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1559
**Веретенников С. С., Куприянов Н. В.** Сосновые леса северной части Хабаровского края (Юдомо-Майское нагорье) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1566
**Благовещенский В. В.** Сообщества белоуса (*Nardus stricta*, *Poaceae*) Среднего Поволжья на южной границе распространения . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1572
**Творогов В. А.** Естественное зарастание нарушенных участков тундры в районе Ямбургского газоконденсатного месторождения (полуостров Тазовский) . . . . . 1577
**Турубанова Л. П., Миркин Б. М.** О сукцессиях в посевах *Phalaroides arundinacea* (*Poaceae*) в условиях средней тайги . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1583
**Костенко Н. С.** Картирование фитобентоса акватории Карадагского государственного заповедника АН УССР (Черное море) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1590

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . . . . . . . . . 1597

**Пнева Г. П.** Новый третичный вид рода *Aponogeton* (*Aponogetonaceae*) из Казахстана и Каракалпакии . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1597
**Амехин О. А.** Новый таксон рода *Iris* (*Iridaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . 1599
**Никифорова О. Д.** К систематике *Alopecurus glaucus* s. l. (*Poaceae*) в Сибири . . . . 1600
**Пименов М. Г., Мелибаев С.** Новый вид рода *Ferula* (*Apiaceae*) с Алайского хребта 1604
**Раенко Л. М.** Новый вид рода *Heliotropium* (*Boraginaceae*) из Туркмении . . . . . . 1607
**Тахтаджян А. Л., Таманян К. Г.** *Cousinia gabrieljaniae* (*Asteraceae*) — новый вид из Армении . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1609
**Юрцев Б. А.** Два новых гибридогенных таксона из рода *Potentilla* (*Rosaceae*) в Северо-Восточной Азии . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1612
**Левичев И. Г.** Новые виды рода *Gagea* (*Liliaceae*) из западной части Тянь-Шаня . . . 1617

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1624

**Соловьев А. Н., Тарасова Е. М.** Новое местонахождение *Schivereckia podolica* (*Brassicaceae*) в Кировской области . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1624
**Осипов С. В.** Флористические новинки для Амуро-Удского междуречья (Амурская область и Хабаровский край) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1626

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . . . . . . . . . . 1630

**Гедых В. Б.** Учет обилия клюквы ротационной учетной площадкой . . . . . . . 1630

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1634

**Стойко С. М.** *В. Айнхорн, Х. Шименз, Г. Шпурбуш, У. Вегенер, Х. Вайничке.* Охрана природы и землепользование / Под ред. Х. Вайничке. 1987 . . . . . . . . . . 1634
**Ивченко И. С., Федорончук Н. М.** Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т 3.1986 1637

ХРОНИКА . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1641

**Матвеева Н. В.** Международный симпозиум по структуре растительности (14—18 VII 1987, Утрехт, Нидерланды) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1641

***Ботанический журнал, 1988, т. 73, 11, 1513—1648***